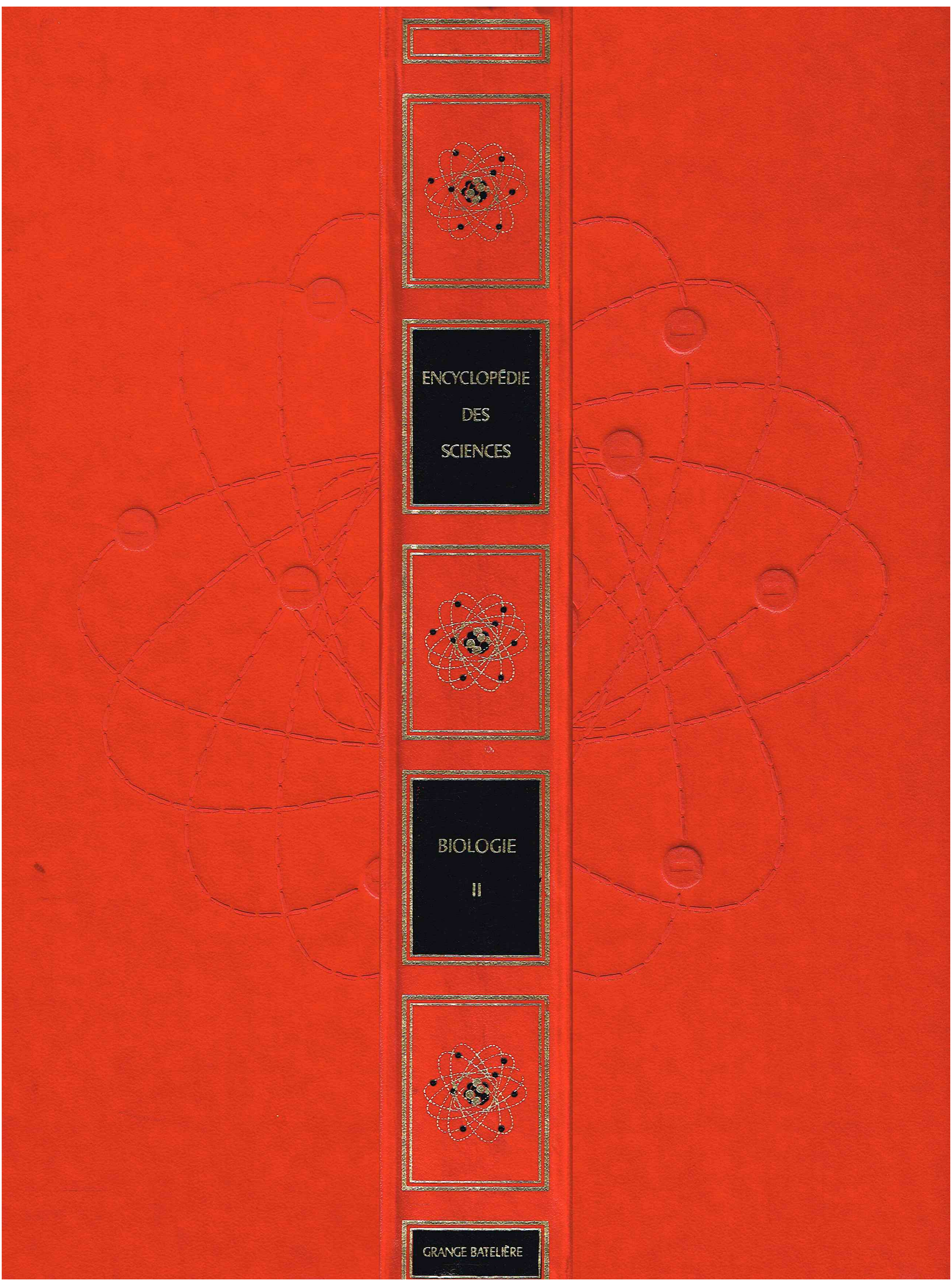
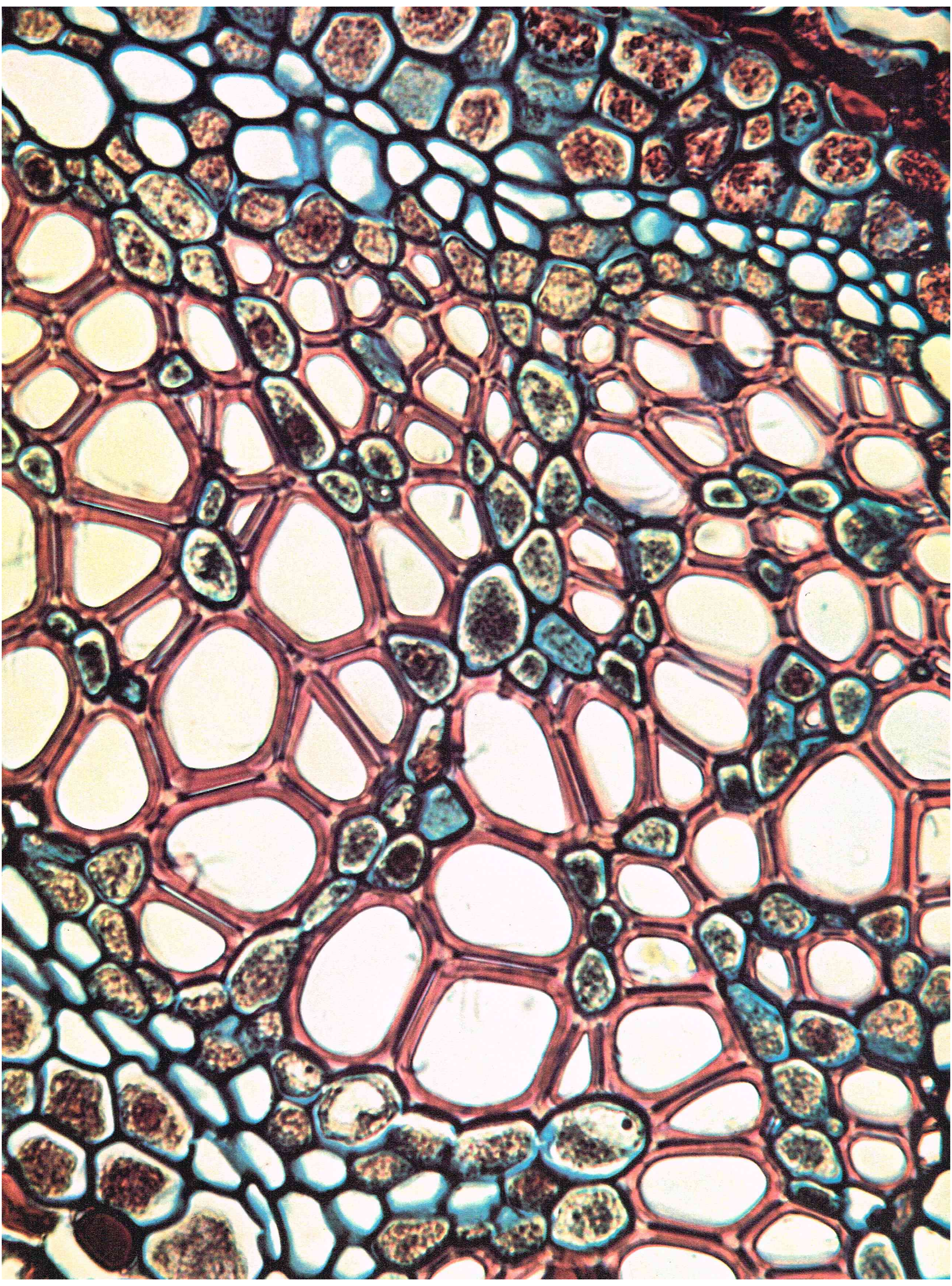

ENCYCLOPÉDIE
DES
SCIENCES
BIOLOGIE
II
GRANGE BATELIÈRE

GRANDE ENCYCLOPÉDIE ALPHA DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES

BIOLOGIE

II

GRANGE BATELIÈRE, PARIS - ÉDITIONS KISTER, GENÈVE - ÉRASME, BRUXELLES-ANVERS



Publiée sous le haut patronage de :
Messieurs les professeurs :
Jean DORST, membre de l'Institut,
Charles FEHRENBACH, membre de l'Institut,
Roger HEIM, membre de l'Institut,
Monsieur l'amiral André JUBELIN,
Messieurs les professeurs :
Pierre LÉPINE, membre de l'Institut,
Louis LEPRINCE-RINGUET, de l'Académie française,
Jean-François LEROY, professeur au Muséum national d'histoire naturelle,
Henri NORMANT, membre de l'Institut,
Monsieur Jacques PICCARD, docteur ès sciences h.c.

Réalisation	IDÉES ET ÉDITIONS 16, avenue de Friedland, 75008 Paris
Comité de direction	Cristobal de ACEVEDO, Simone DEVAUX, Uberto TOSCO.
Rédaction	Patrick PHLIPONEAU, Françoise MENU, Marie-Noëlle RENARD, Vanina DORÉ.
Recherche de l'illustration	Mathilde RIEUSSEC.
Mise en pages	Tito TOPIN et Serge BROCHE.
Illustrations techniques	Richard COLIN.
Coordinateur des dessins	Mario LOGLI.
Fabrication	Sylvie MARCHAND, Jocelyne DUCHESNE, Jocelyne TÉPÉNIER.
Directeur de la publication	J.-P. BRÉVOST.

Archives B.

Ont collaboré à ce volume :

J.-P. ALLAIS, pour : Physiologie des Invertébrés.

A. BEAUMONT, pour :

1. La mort cellulaire.
2. Distribution géographique des animaux.

S. BLAISE et C. SASTRE, pour : Anatomie végétale.

C. BOUCHARD, pour : La régénération et la multiplication asexuée.

J. BOUCHARD, pour :

1. Notions de tissus.
2. Tégument des Vertébrés supérieurs (Oiseaux et Mammifères).
3. Évolution tumorale des organes animaux.

R. BOURDU, pour : Physiologie végétale.

M. GUÉDÈS, pour : Morphologie végétale.

E. GUILLÉ, pour : Les tumeurs végétales.

D. HUCHON, pour : Embryologie animale.

J.-P. LARPENT, pour : Biologie et physiologie des Bactéries.

P. LÉPINE, pour : Virologie.

J. RIVIÈRE, pour : Utilisation industrielle des micro-organismes.

M.-J. THILLARD, pour :

1. Squelette et musculature des Vertébrés.
2. Système nerveux des Vertébrés.

J.-M. VERNIER, pour :

1. Tégument (généralités) et tégument des Vertébrés (Agnathes, Poissons, Amphibiens, Reptiles).
2. Tube digestif des Vertébrés et ses dérivés, digestion.
3. Appareil respiratoire et respiration chez les Vertébrés.
4. Appareil circulatoire et circulation chez les Vertébrés.
5. Appareil urinaire et excrétion chez les Vertébrés.
6. Appareil génital chez les Vertébrés.

Morphologie végétale

Malgré de nombreuses tentatives disparates et contradictoires de la révolutionner hâtivement, la morphologie des plantes à fleurs (et spécialement des Angiospermes, auxquelles nous nous limitons pratiquement) doit toujours être considérée suivant le schéma dû essentiellement à Linné, Gœthe et Candolle et que l'on appelle communément *théorie de la métamorphose*.

Le corps de la plante est formé d'une *racine,* qui en principe recherche le sol et s'y enfonce *(géotropisme positif),* et d'une *pousse* fuyant ce sol et croissant dans l'air *(géotropisme négatif)*. Cette dernière est constituée d'une *tige* allongée, terminée par un *point végétatif,* ou *méristème terminal,* qui assure la mise en place du matériel cellulaire destiné à subir la croissance, par mitoses *(mérêsis)* et allongement cellulaire *(auxêsis)*.

Sur cette tige se forment successivement des *phyllomes,* grâce à des divisions cellulaires superficielles dans une zone très généralement sous-apicale. Ces appendices marquent la *métamérisation* de la pousse (qui fait penser aux anneaux d'un ver de terre) et sont d'abord *végétatifs*. Les premiers sont le ou les *cotylédons,* qui ne naissent pas de la même manière que les suivants, mais parallèlement au point végétatif lui-même, qui formera les autres. Suivent les *feuilles végétatives* qui assurent la fonction chlorophyllienne. Les premières formées sont souvent de petite taille et plus simples que les suivantes : ce sont les *feuilles primordiales,* ou « primefeuilles ». Les suivantes atteignent leur développement maximal. Les feuilles sont disposées sur la tige isolément ou par groupes au niveau de *nœuds* séparés par des *entre-nœuds*. Si plusieurs feuilles s'attachent à un seul nœud, elles forment un *verticille*.

Au moment de la période de reproduction, la tige forme des phyllomes bractéaux : ces *bractées,* ou *hypsophylles,* ont une forme simple. La pousse peut se terminer par une seule fleur ou par un groupe de fleurs *(inflorescence)*. En effet, à ce niveau, la tige se ramifie souvent abondamment même si elle ne l'était guère en bas.

La fleur est constituée extérieurement de phyllomes sépalaires, ou *sépales*. Comme à ce niveau les entre-nœuds sont très courts, il y a tassement de ces phyllomes en une coupe, ou *calice,* de la fleur. Immédiatement au-dessus, l'apex forme des phyllomes pétalaires colorés, ou *pétales,* dont l'ensemble constitue la *corolle*. Viennent ensuite des phyllomes staminaux, ou *étamines,* puis des phyllomes carpellaires, ou *carpelles*. Étamines et carpelles sont les organes reproducteurs, respectivement mâles et femelles, de la plante. Les éléments mâles sont les *grains de pollen* émis par les premiers; les éléments femelles sont contenus dans les *ovules* formés par les seconds. La formation d'une fleur (qui n'est qu'un bourgeon sexué), et même de l'inflorescence dans son ensemble, implique en principe la mort de l'apex de la pousse, voire de toute celle-ci. La plante survivra si elle a formé latéralement des apex qui, eux, ne fleurissent pas, du moins pas immédiatement.

Il y a presque toujours *ramification* de la tige, mais les rameaux peuvent ne pas se développer. Les rameaux résultent de l'apparition, aux *aisselles* des cotylédons, des feuilles végétatives ou des bractées, mais non des phyllomes floraux, d'un nouvel apex identique à celui de la pousse principale, et cela à partir de cellules superficielles de la tige, peu après la naissance de la *feuille axillante*. Au niveau morphologique comme au niveau anatomique, on remarque une grande analogie entre le rameau et la pousse qui le porte. Son ou ses deux premiers phyllomes, les *préfeuilles,* simples, presque verticillés, même si les feuilles suivantes ne le sont pas, sont comparables à des cotylédons (« cotylédons de rameau »). Suivent des primefeuilles, des feuilles végétatives et des bractées.

Dans l'inflorescence, la fleur fait souvent suite directement aux préfeuilles du rameau qui la porte, lesquelles, dans ce cas, sont appelées *bractéoles*. Des bractées peuvent pourtant se trouver entre les bractéoles et la fleur et, éventuellement, abriter à leur aisselle des rameaux floraux, très fréquents, ainsi qu'aux aisselles des préfeuilles. Certains rameaux croissent horizontalement : ils sont dits *plagiotropes*. Ils peuvent de plus ramper sur le sol *(stolons épigés)* ou dans le sol *(stolons hypogés)*.

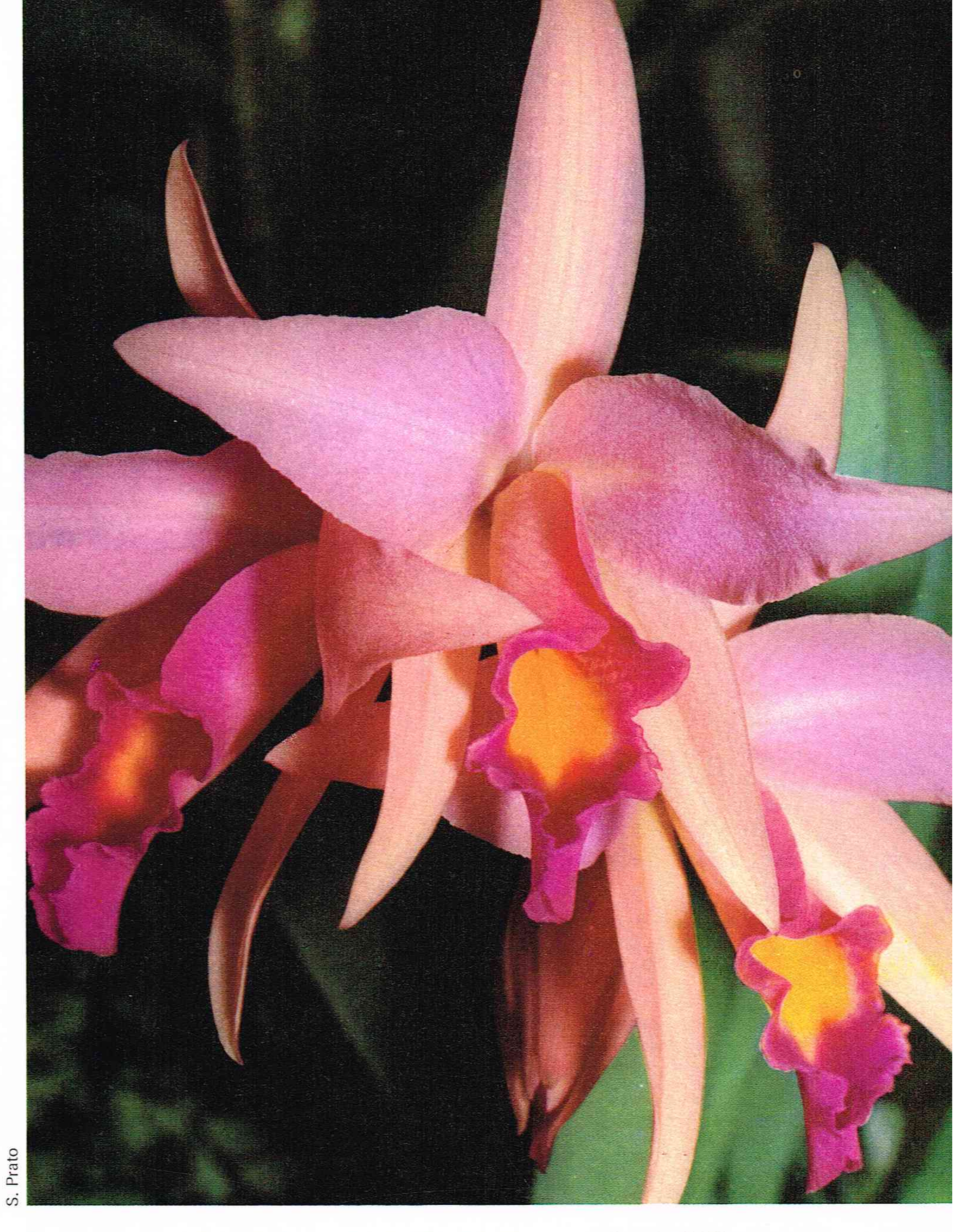
L'identité morphologique des phyllomes est prouvée par la simple comparaison entre leurs formes d'apparences très diverses, mais qui révèlent beaucoup d'intermédiaires, et par l'étude tératologique. Des monstruosités, accidentelles mais de forme définie et reproductible expérimentalement, fournissent les intermédiaires manquants à l état normal, comme ceux qui apparaissent entre l'étamine et le carpelle *(stamino-carpelles)*. Il n'est pas douteux qu'une ressemblance dans les portions du code génétique mises en œuvre pour la production de tous les phyllomes est à la base de leur identité.

En général, la racine se ramifie abondamment, mais elle ne comporte pas d'appendices. Ses rameaux naissent loin de son apex et à partir de cellules profondes de son endoderme ou, surtout, de son péricycle (« membres endogènes »). Une zone sous-apicale de cellules de la couche externe forme des *poils absorbants*. L'apex de la racine cesse souvent de fonctionner, mais comme le montre la culture des racines *in vitro*, il semble potentiellement immortel, à la différence de celui de la pousse, qui disparaît avec la floraison à laquelle il semble fondamentalement destiné.

On considérera brièvement les diverses parties du végétal.

La tige

La tige se raccorde souvent à la racine par un *axe hypocotylé* ou *hypocotyle*, allongé, dont les caractères anatomiques sont intermédiaires entre ceux de la tige et ceux de la racine. La présence de cet hypocotyle révèle la parenté entre la tige et la racine, qui sont peut-être constituées de *télomes* (éléments simples des plus anciens végétaux vasculaires) fusionnés en faisceaux dans les deux cas. L'hypocotyle n'a évidemment pas


S. Prato

▲ *Les Orchidées sont, parmi les Monocotylédones, sans doute les fleurs les plus précieuses, comme on peut en juger sur cette* **Laelia** *des forêts équatoriales d'Amérique.*



Frédéric - Jacana

▲ *La tige porte d'abord les deux* **cotylédons** *dont la forme est plus simple que celle des feuilles qui suivent.*

d'appendices, puisqu'il est situé en dessous des cotylédons. Pourtant, il forme parfois des bourgeons qui sont *adventifs* (situés hors des aisselles foliaires) ; ces bourgeons peuvent jouer un grand rôle dans le développement de la plante (c'est le cas de bien des linaires et euphorbes par exemple). La jonction de la racine avec l'hypocotyle est marquée par un *collet* plus ou moins nettement renflé en anneau. Si l'hypocotyle manque, le passage de la tige à la racine se fait dans la région supérieure de la racine.

La tige porte d'abord le ou les deux *cotylédons* dont la forme est plus simple que celle des feuilles qui les suivent; ils sont très généralement entiers et, exceptionnellement, lobés (cas du tilleul). Ils abritent très souvent chacun un bourgeon axillaire *(bourgeon cotylédonaire)*. Tandis que les deux cotylédons des Dicotylédones se forment latéralement sur l'embryon de part et d'autre du futur point végétatif, celui de nombreuses Monocotylédones naît en apparence au sommet, comme chez les Graminées, de sorte que certains l'ont pris pour la tige elle-même. L'étude comparative de divers embryons montre que ce cotylédon est, en fait, fondamentalement latéral, mais l'importance très grande qu'il prend déplace latéralement l'apex de la plantule, comme des feuilles végétatives peuvent le faire pour l'apex de la tige (joncs, Broméliacées). Chez certaines Graminées (avoine), le nœud d'insertion du cotylédon est parfois allongé en un *mésocotyle* à allure d'entre-nœud qui sépare le cotylédon de son coléoptile (sorte de stipule complexe).

La tige est formée d'entre-nœuds, ou *mérithalles*, séparant des nœuds au niveau desquels se forment les feuilles. Les entre-nœuds atteignent leur longueur maximale au niveau des feuilles végétatives; ils sont le plus souvent de section arrondie, mais parfois carrée (Labiées), polygonale, ou encore aplatie. Si les entre-nœuds ne s'allongent pas, les feuilles restent « tassées », et la plante est en *rosette*. En général, la tige de la rosette s'allongera au moment de fleurir, à moins que seuls des rameaux axillaires des feuilles de cette rosette ne donnent des fleurs. Il peut arriver que seulement un entre-nœud sur deux s'allonge *(Potamogeton pectinatus)*.

Les bourgeons axillaires

Au niveau de chaque nœud, et juste au-dessus de l'insertion de la feuille, la tige porte un bourgeon axillaire abrité par l'aisselle de la feuille. Il peut manquer (l'aisselle est alors vide) ou être situé à une certaine distance au-dessus de l'aisselle, et cela pour deux raisons.

Ou bien, il est encore inséré à l'aisselle, mais déjà allongé, et sa partie inférieure est unie congénitalement à l'axe porteur; on peut alors espérer voir sur ce dernier la trace du rameau axillaire soudé; il y a *concaulescence* (Troll). Ou bien, une portion de tige comparable à un entre-nœud s'est intercalée entre le nœud et l'axillaire qui y était inséré; cet entre-nœud secondaire est un *hypomérithalle* (Bugnon).

▼ *Si les entre-nœuds ne s'allongent pas, les feuilles restent « tassées » en une* **rosette**; *ici,* **Taraxacum officinale.**



Frédéric - Jacana

Il peut se faire que la concaulescence aille si loin que le bourgeon axillaire, alors inflorescentiel, soit uni non seulement à l'entre-nœud situé au-dessus, mais également à la face inférieure de la feuille située au-dessus de celle à l'aisselle de laquelle il se trouve en fait. L'inflorescence, qui *semble* alors insérée sous une feuille, est dite *hypophylle*.

L'axillaire peut aussi être uni à la *face ventrale* (située du côté de l'axillaire) de sa feuille axillante. Il y a *recaulescence* (Troll). L'inflorescence qu'il forme éventuellement est *épiphylle* (en apparence). D'autres interprétations en sont d'ailleurs possibles.

Chez les plantes herbacées, un rameau se développe très souvent à partir de l'axillaire de beaucoup de feuilles *dès l'année de formation de la tige mère*. Mais chez les végétaux ligneux, les bourgeons végétatifs sont généralement inhibés l'année de leur formation : la pousse annuelle ne se ramifie pas en apparence. Elle le fera l'année suivante : s'il s'agit d'un *arbre*, les bourgeons supérieurs de la pousse de l'année précédente se développeront le plus fortement *(acrotonie)*, alors que s'il s'agit d'un *arbuste*, ce seront les inférieurs *(basitonie)*.

Bourgeon terminal et bourgeons axillaires

La tige d'un végétal s'allonge (en relation avec la formation de feuilles) grâce à des cellules produites à sa pointe, et qui grandissent après leur mise en place. Des cellules se multiplient et s'allongent ainsi entre deux jeunes feuilles et sont à l'origine de l'entre-nœud. Certaines peuvent rester longtemps méristématiques à la base de celui-ci (Graminées).

L'ensemble des jeunes feuilles apicales non encore séparées par des entre-nœuds constitue le *bourgeon terminal*. Celui-ci est petit chez les plantes volubiles car la formation des entre-nœuds y est très précoce. Si la pousse se développe pendant plusieurs années, en particulier chez un végétal ligneux, ce bourgeon entre en repos à la fin de chaque poussée de croissance. Il faut pourtant bien le distinguer des bourgeons axillaires, car il assure la poursuite de la croissance *de la même tige*, alors que les axillaires déterminent la production de rameaux d'ordre supérieur à ceux qui les portent. Le bourgeon terminal est un « bourgeon de continuité » (Turpin).

Même chez les plantes des zones intertropicales ne subissant pas d'alternances climatiques, les bourgeons terminaux des pousses connaissent des phases de repos, ce qui montre que leur activité est gouvernée par un *rythme endogène,* ou *endorythme* (Leroy).

La floraison est le but naturel des plantes. Certaines, dites *hapaxanthes* (Wydler), ne fleurissent qu'une fois. Elles peuvent vivre une seule année *(plantes annuelles)*, mais aussi parfois deux ans *(plantes bisannuelles)* ou plusieurs années *(plantes pluriannuelles)*; dans ces deux derniers cas, la floraison a lieu respectivement la deuxième ou la dernière année. Beaucoup d'autres plantes fleurissent de nombreuses fois, en général une fois par an sous nos climats : elles sont dites *vivaces* ou *pollacanthes*. Dans ce dernier cas, il peut s'agir de végétaux ligneux (arbres et arbustes), qui sont pérennants (ou pérennes), ou encore de végétaux herbacés, qui survivent à la mauvaise saison grâce à des portions de leur corps abritées dans le sol.

Monopode et sympode

Si le bourgeon terminal poursuit son activité pendant toute la phase de croissance d'une plante hapaxanthe, ou pendant les phases successives d'une plante pollacanthe, il forme un *monopode*. Les inflorescences ou les fleurs sont, dans le second cas, formées, en principe, par des bourgeons axillaires de ce monopode, car une pousse qui s'est transformée en inflorescence, ou *a fortiori* en fleur solitaire, n'est plus susceptible de reprendre sa croissance végétative.

Le bourgeon terminal peut aussi cesser sa croissance sans que la plante meure, la survie de celle-ci étant assurée par le développement d'un ou de plusieurs axillaires : il y a formation d'un *sympode*. Si la plante ou la pousse aérienne sont annuelles, le bourgeon terminal devient une fleur ou une inflorescence (cas des Solanacées et des *Phytolacca*). L'axillaire d'une feuille située en dessous de l'inflorescence connaît un grand développement et vient à prolonger le segment de tige, ou *article*, qui l'a produit; il s'agit d'un *rameau usurpateur*. La succession des *usurpations* donne l'impression d'une tige continue, mais





◀ ***A gauche, sur cet érable (Acéracées), on distingue les bourgeons axillaires qui déterminent la production de rameaux d'ordre supérieur à ceux qui les portent. A droite, beaucoup de végétaux vivaces, herbacés, sont sympodiaux, et forment un article chaque année : c'est le cas du sceau de Salomon.***

les fleurs ou inflorescences qui terminent chaque article ne sont pas situées à l'aisselle d'une feuille ; au contraire, elles semblent opposées à la feuille dont l'axillaire est usurpateur (inflorescences ou fleurs *oppositifoliées*). Dans ces cas, une seule poussée de croissance est marquée par des usurpations, plus ou moins nombreuses.

Beaucoup de végétaux vivaces herbacés sont sympodiaux, mais chaque article dure une année (comme chez le sceau de Salomon). Chez les végétaux pérennes, la ramification sympodiale se manifeste par une cessation de l'activité du bourgeon apical après chaque phase de croissance. Elle n'est pas forcément liée à la floraison. Chez l'orme ou le tilleul par exemple, les bourgeons terminaux cessent leur activité sans fleurir, et le tronc de l'arbre est le produit non d'un seul bourgeon, mais d'un empilement d'articles correspondant à des usurpations successives par un seul bourgeon à chaque fois ; c'est un *monochasium*. Chez les lilas, le bourgeon apical cesse également son activité sans fleurir. Comme les feuilles sont opposées, les deux feuilles situées en dessous du bourgeon apical forment deux gros bourgeons axillaires ; ceux-ci peuvent être tous deux végétatifs et former l'année suivante une fourche *(dichasium* ou *dichopode) ;* on dit qu'il y a *pseudo-dichotomie ;* ou bien tous deux sont reproducteurs et, après la floraison de l'année suivante, il faut qu'un axillaire plus inférieur poursuive la ramification végétative ; ou bien encore l'un est végétatif et, au printemps suivant, forme un rameau, tandis que l'autre devient une inflorescence.

Lorsque, dans les végétaux ligneux, la formation du sympode accompagne la floraison, elle est liée sous nos climats à l'existence de rameaux normalement anticipés. Le bourgeon terminal achève sa phase de développement par une inflorescence, et, en même temps, deux axillaires (ou parfois plus) des feuilles ou bractées situées sous celle-ci se développent en pousses végétatives.

Rameaux longs et rameaux courts

Lorsque le bourgeon terminal d'un rameau qui s'était allongé jusque-là forme une inflorescence, il peut avoir des entre-nœuds très courts en dessous de celle-ci ; il est devenu une *pousse courte*. Si celle-ci est axillaire, chez les érables par exemple, c'est un *rameau court* inflorescentiel, dont des axillaires pourront se développer et rester des rameaux courts, ou bien devenir de longs rameaux végétatifs à entre-nœuds marqués *(rameaux longs)*. Les cotonéasters, les groseilliers, etc., forment ainsi un rameau long usurpateur d'un rameau court inflorescentiel latéral.

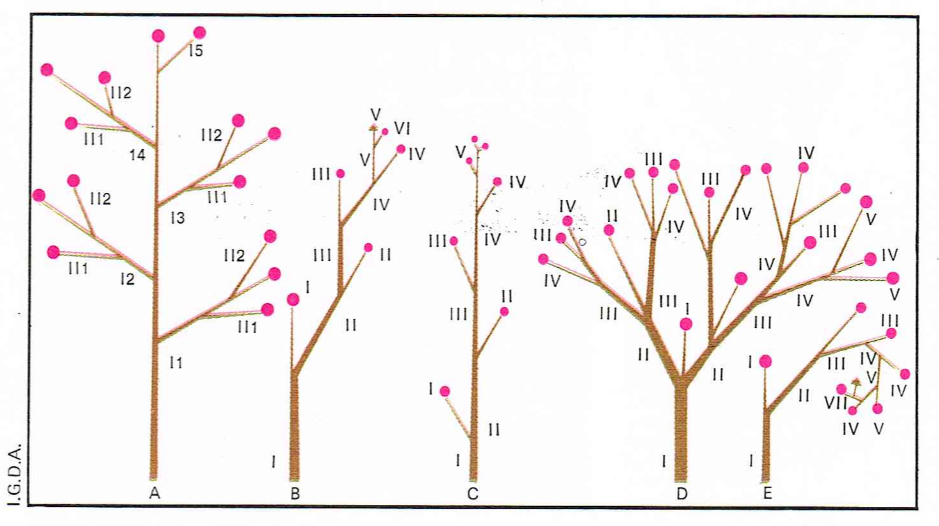
En l'absence même de toute floraison, beaucoup d'arbres forment des rameaux longs et des rameaux courts, à feuilles peu nombreuses, « tassées », et souvent disposées différemment sur la tige (hêtre, ginkgo). La transformation du rameau court en rameau long ou la production d'une pousse courte par le bourgeon terminal d'un rameau long ne sont pas rares.

La phyllotaxie

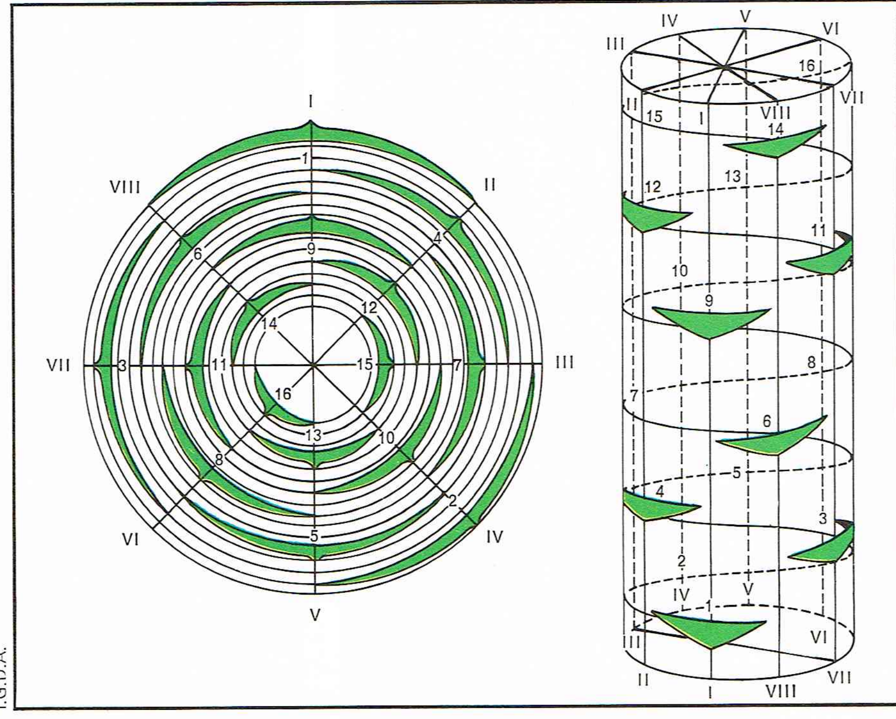
On ne peut dissocier le mode de formation de la tige au niveau de son bourgeon terminal de la formation des feuilles et de leur disposition, ou *phyllotaxie*. La tige se termine par une pointe en forme de dôme parfois effilé, parfois surbaissé. Les feuilles se forment *à une certaine distance au-dessous* de la pointe et apparaissent en des points très précis, ce qui détermine leur disposition dans la tige allongée.

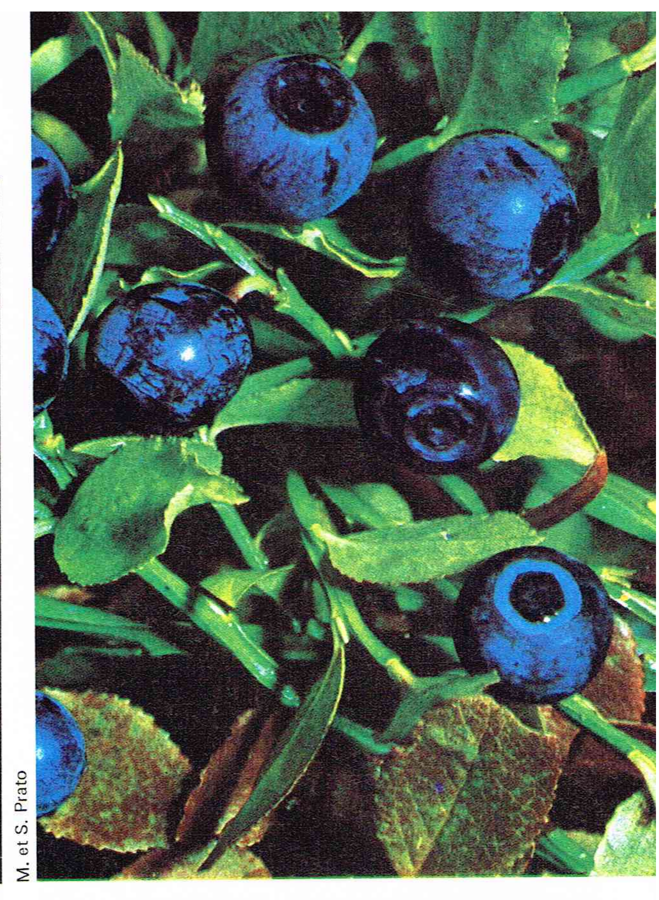
Il arrive souvent qu'une seule feuille se forme à la fois : les feuilles sont alors dites *alternes*. Schimper et Braun, vers 1830, ont décrit leur phyllotaxie en les imaginant disposées sur une *spirale* dite *génétique* parce qu'elle joint les feuilles dans l'ordre où elles sont engendrées par l'apex et où, par conséquent, elles se trouvent superposées sur la tige.

Dans le cas le plus fréquent, pour joindre le plus rapidement (par la *voie courte*) une feuille à celle située au



▼ ***Représentation schématique de divers types d'inflorescences ; A, grappe définie (noter la fleur terminale) de grappes également définies ; I_1-I_5, rameaux de premier ordre ; II_1-II_2, rameaux de deuxième ordre ; B-E, inflorescences sympodiales ; B, C, cyme unipare hélicoïdale, celle schématisée en C simule une grappe ; D, cyme bipare ; E, cyme unipare scorpioïde (les chiffres romains indiquent l'ordre dans lequel naissent les uns sur les autres les axes de degrés successifs).***





▲ ***A gauche, diagramme de la phyllotaxie à feuilles alternes de divergence 3/8 (les orthostiques sont au nombre de 8 : I-VIII); au milieu, schéma dans l'espace de cette même phyllotaxie; les chiffres indiquent la position des feuilles successives; seules celles situées du côté de l'observateur ont été figurées.***
A droite,* Vaccinium myrtillus *(Éricacées) est un arbuste nain peu ramifié, dont les feuilles sont* alternes; *finement dentées, elles rougissent en automne.

nœud immédiatement supérieur, il faut parcourir les 2/5 de la circonférence de la tige, qui représentent l'angle de divergence, ou *la divergence* des deux feuilles. En poursuivant ainsi l'observation de feuille en feuille, on passe juste au-dessus de celle dont on est parti lorsqu'on atteint la sixième, après avoir parcouru deux tours de tige. C'est la disposition *quinconciale*. Il existe des dispositions plus compliquées, dans lesquelles il faut faire de plus ou moins nombreuses fois le tour de la tige et rencontrer plus ou moins de feuilles avant d'en trouver une qui soit superposée à celle dont on est parti, c'est-à-dire située sur la même *orthostique*, ou *génératrice*, du cylindre de la tige.

On peut aussi joindre les feuilles successives par une seule spirale tournant en sens inverse : c'est la *voie longue* de la phyllotaxie. Si *a* représente la divergence par la voie courte, la divergence par la voie longue sera de 360° — *a*. On peut surtout joindre les feuilles par plusieurs hélices en en « sautant » une, deux ou plus, à chaque fois le long de chaque hélice. La spirale génétique joint ainsi les feuilles 1, 2, 3, 4, 5, etc., dans cet ordre. En « sautant » une feuille, deux hélices joindront les feuilles 1, 3, 5 d'une part, 2, 4 d'autre part, en tournant dans le sens de la voie longue. Ce sont deux *parastiques*. Les parastiques construites en sautant deux feuilles joindront les feuilles 1, 4, 7; 2, 5, 8 et 3, 6, 9. Il faudra alors trois hélices pour passer par toutes les feuilles, et elles tourneront dans le sens de la voie courte. On peut encore construire un groupe de parastiques tournant dans le sens de la voie longue et joignant les feuilles 1, 5; 2, 6; 3, 7 et 4, 8; en sautant 5 feuilles, on obtient les 5 orthostiques, qui ne sont que des parastiques particulières.

Certaines parastiques ont été distinguées sous le nom d'*hélices foliaires;* on leur a attribué une signification physiologique spéciale, laquelle ne semble pas établie.

Il arrive que les feuilles soient disposées sur deux rangs opposés sur la tige, une seule au niveau de chaque nœud : elles sont alors *alternes-distiques*. Dans ce cas, il y a deux orthostiques, et les deux voies de la spirale génétique sont d'égale « longueur ». Mais, en général, la voie courte de la spirale permet de préciser un sens de « rotation », et le plus souvent celui des rameaux axillaires est inversé par rapport à celui de l'axe porteur : il y a *hétérodromie,* alors que les axillaires sont *homodromes* entre eux. En cas de phyllotaxie alterne-distique, les feuilles définissent un plan, celui des axillaires étant confondu ou perpendiculaire à celui de l'axe père (les préfeuilles sont toutefois le plus souvent latérales dans les deux cas.)

Si plusieurs feuilles apparaissent simultanément au niveau d'un nœud, elles forment un *verticille*. Cette disposition est plus évoluée et plus récente du point de vue paléontologique. Il est probable que le moment de l'apparition de ces feuilles sur l'apex est parfois un peu différent de l'une à l'autre. Il peut, accidentellement, le devenir franchement, auquel cas la disposition verticillée est perdue, avec apparition d'entre-nœuds entre les feuilles du verticille. Beaucoup de ces verticilles ont deux feuilles opposées *(verticilles dimères),* d'autres ont trois feuilles *(verticilles trimères)* ou plus. Les verticilles sont séparés les uns des autres par des entre-nœuds, et les feuilles d'un verticille dominent l'espace laissé libre par celles du verticille sous-jacent. S'il s'agit de verticilles dimères, on obtient des « paires croisées » : la phyllotaxie est *opposée-décussée*. Toute phyllotaxie opposée est décussée; c'est seulement à la suite d'un non-développement d'un entre-nœud sur deux qu'apparaît, très rarement, une phyllotaxie *opposée distique*. Les feuilles sont alors alternes au niveau du bourgeon *(Potamogeton pectinatus)*.

Dans la disposition opposée-décussée, la spirale génétique doit joindre une feuille à la feuille voisine du même verticille, avec une divergence de 180°, alors qu'en passant à la première feuille du verticille suivant, la divergence n'est que de 90°. On peut tracer deux couples de parastiques dans un sens ou dans l'autre. Si les verticilles sont trimères, la spirale doit s'arrêter au niveau de chacun d'entre eux pour « prendre en charge » ses trois feuilles, ou bien on peut tracer un système de trois parastiques dans un sens ou dans l'autre.

▶ **Hippuris vulgaris *(Hippuridacées)* *est une plante pérenne, aquatique, dont la tige porte de nombreux* verticilles *de feuilles linéaires.***

M. et S. Prato



H. Veiller - Jacana

◄ *L'œillet de poète,* **Dianthus barbatus** *(Caryophyllacées), présente une* **phyllotaxie opposée-décussée.**

Parfois, dans la phyllotaxie opposée-décussée, l'un des couples de parastiques semble privilégié parce que, dans ce couple, l'une des parastiques joint des feuilles à gros bourgeons et l'autre des feuilles à petits bourgeons ou à aisselles vides (Caryophyllacées, Acanthacées) : c'est l'*anisocladie* (inégalité des bourgeons) *hélicoïdale*. Mais cela ne peut servir d'argument pour attribuer à ces parastiques une valeur spéciale d'hélices foliaires, parce que d'un niveau à l'autre de la tige, le sens de ces deux hélices s'inverse souvent, c'est-à-dire qu'il faut choisir l'autre couple. D'ailleurs, d'autres phénomènes, en particulier l'anisocladie, peuvent ne pas être hélicoïdaux, mais sectoriaux, et affecter certaines orthostiques privilégiées. De la même façon, se rencontrent des différences sectoriales de morphologie des feuilles. Les feuilles semblent en fait « empilées » par l'apex selon un angle régulier et l'ensemble se comporte comme un réseau dont on peut joindre les points de diverses façons.

L'explication la plus probable de cette disposition reste encore la *règle d'Hofmeister*, qui a été un peu modernisée par Priestley et Scott : une feuille (4) apparaît dans le plus grand espace laissé disponible sur l'apex par les deux plus jeunes formées auparavant (2 et 3), mais rapprochée de l'avant-dernière par la répulsion qu'exerce encore la précédente (1), et finalement à égale distance entre 1 et 2.

La plus ou moins grande complexité du système dépend du nombre de primordiums présents à la fois sur l'apex à l'état méristématique et susceptibles d'entrer ainsi en compétition. Ce nombre est aussi celui des orthostiques.

Les auteurs qui, comme Plantefol et Loiseau, accordent une prépondérance à certaines parastiques notent évidemment que l'apex forme régulièrement une feuille sur chacune d'elles, et voient à l'extrémité de chacune un *centre générateur* de feuilles. Mais ce « centre » n'est nulle part. Il se déplace à l'apparition de chaque nouvelle feuille ; pratiquement, la difficulté est la même pour expliquer le fonctionnement d'une hélice ou de la spirale : elle se trouve multipliée par le nombre d'hélices qu'on admet. On a bien fait remarquer qu'il y a une *continuité méristématique* entre deux feuilles successives d'une hélice, c'est-à-dire que le méristème formant le primordium d'une feuille est continu avec celui qui avait formé l'avant-dernière feuille (s'il y a deux hélices) et qui est encore actif. Mais cette continuité s'observe sur toutes les parastiques, en particulier sur les orthostiques, et ne permet donc d'en privilégier aucune.

On appelle *plastochrone* le temps qui sépare l'initiation de deux feuilles successives (sur la spirale) ou de deux verticilles superposés.

Le méristème apical

On a cherché à mieux comprendre la naissance des feuilles en examinant le fonctionnement du méristème apical d'une manière aussi détaillée que possible. Puisque les feuilles naissent latéralement, il n'est pas surprenant que les divisions cellulaires soient plus nombreuses au niveau d'un *anneau initial,* ou *méristème de flanc,* responsable de la production de ces feuilles, qu'à celui de la pointe elle-même, dont les cellules paraissent moins méristématiques. Cette différence est plus ou moins grande, parfois nulle.

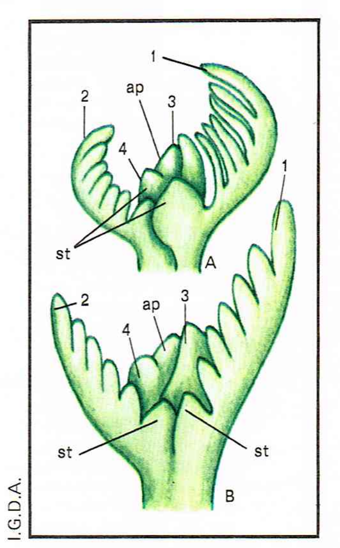
La méthode des marques colorées a été appliquée avec succès à l'étude de cette question : des marques placées sur la pointe de la tige se retrouvent assez vite dans les feuilles (Loiseau, Ball, Bugnon) : les cellules apicales se divisent donc, et leurs descendants alimentent l'anneau initial. Lyndon a trouvé que, chez le pois, les divisions de l'anneau initial ne sont pas suffisantes pour rendre compte de la croissance de la portion correspondante de la tige : il faut qu'il y ait fourniture de cellules à partir de la pointe. D'ailleurs, si le cycle mitotique des cellules de la pointe est plus long que celui des autres cellules, on a montré que toutes les cellules de l'apex finissent par absorber de la thymidine radioactive : elles synthétisent donc de l'ADN, ce qui montre bien leur préparation à la mitose, puisqu'elles ne deviennent pas polyploïdes. La longueur de ce cycle semble due à la lenteur de toutes ses phases, alors que les cellules au repos mitotique (que nous retrouverons à la pointe de la racine) ou celles des bourgeons latents présentent seulement un allongement de la phase G_1 (précédant la synthèse d'ADN) de leur cycle. Souvent, les cellules de la pointe possèdent peu d'ARN et n'en synthétisent guère ; toutefois, chez l'ivraie, la moutarde ou le pois, elles en synthétisent autant que les cellules de l'anneau initial, mais le dégradent bien plus. Ceci est l'indication d'une activité particulière qui reste à expliquer.

Chez les Ptéridophytes, il y a une grande initiale tétraédrique apicale, disposée pointe en bas, au sommet de la tige. Ses divisions sont rares mais n'en produisent pas moins des cellules (segments) qui se recloisonnent fortement lorsqu'elles sont devenues subapicales et sont la source des feuilles et de la tige. Parfois, dans l'ordre des Marratiales par exemple, il semble y avoir un *groupe d'initiales apicales*. On doit se demander si de telles initiales n'existent pas chez les Phanérogames. Les cellules de la pointe, à divisions peu fréquentes, peuvent être considérées comme un ensemble d'initiales, mais si une marque rigoureusement apicale se retrouve latéralement, cela indique qu'il n'y en a pas seulement une ou même quelques-unes immuables, mais qu'elles sont susceptibles de se renouveler à partir de cellules sous-jacentes. Pourtant, chez un épilobe, Bartels a pu *voir* quatre initiales apicales, lesquelles seraient la source de tous les tissus de la pousse. L'existence de telles initiales relativement stables est probablement assez générale.

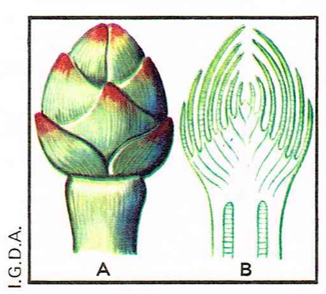
On trouve souvent des plantes dont une portion longitudinale en secteur est décolorée, le reste étant chlorophyllien. Il est clair que la mutation qui a privé une cellule de la capacité de synthétiser la chlorophylle ne s'est produite qu'une ou quelques fois. Pour que toute une moitié

I.G.D.A.

◄▼ *A gauche, représentation schématique d'un apex végétatif (bourgeon d'***Equisetum sp.)** *en section longitudinale ; la cellule initiale (ca) se divise selon trois plans pour donner des cellules ou segments (se_1 et se_2) ; les protubérances foliaires (pf) présentent une cellule apicale unique qui se divise selon deux plans seulement. Ci-dessous, en haut, apex végétatifs de tiges montrant la succession des feuilles (A, de pois chiche :* **Cicer arietinum** *; B, de vesce :* **Vicia varia***) ; ap, apex végétatif de la tige ; st, stipule ; les chiffres 1 à 4 indiquent les feuilles de plus en plus jeunes (chez* **Vicia varia***, les segments foliaires supérieurs se transforment en vrille). Il s'agit d'une* **phyllotaxie alterne-distique.** *En bas, structure d'un* **bourgeon foliaire** *; A, bourgeon entier de lilas* **(Syringa vulgaris)** *; B, le même en coupe longitudinale.*



I.G.D.A.



I.G.D.A.



C. de Klemm - Jacana

▲ *Les* **inflorescences polytèles** *caractérisent généralement les familles évoluées; c'est le cas de* **Centaurium umbellatum** *de la famille des Gentianacées.*

▶ *Page ci-contre, à gauche, portion de chaume de maïs* (**Zea mays**)*, avec les feuilles, montrant la gaine, base foliaire plate de la feuille, qui embrasse la tige. A droite, représentation schématique de l'architecture des principaux types de* **phyllomes végétatifs** *et de l'***étamine**.

ou un quart de la pousse soit blanc, il faudrait, s'il y avait de très nombreuses initiales apicales, que toutes celles situées d'un côté eussent subi la mutation (et cela *sans exception,* sinon il y aurait des inclusions vertes dans la zone blanche), ce qui est inconcevable : l'interprétation qui s'impose est que la moitié ou le quart qui sont blancs proviennent d'une seule cellule initiale qui a muté et, par conséquent, dont toute la descendance est blanche. Il semble ainsi y avoir deux, trois ou quatre initiales chez diverses plantes (maïs, troène, épilobe).

Cette méthode d'approche des apex, utilisée en particulier par Dermen, est finalement plus fructueuse que l'étude directe, qu'elle doit en tout cas compléter. Parfois, une plante à secteur blanc redevient toute verte; il peut s'agir d'une mutation « réverse » d'une initiale, mais aussi d'une inactivation de celle-ci et de son remplacement par la descendante d'une cellule voisine, verte. C'est le cas chez l'œillet (Bugnon et Dulieu).

Lorsque le méristème apical approche de l'état reproducteur, il change souvent de structure, même en continuant à produire des feuilles (Nougarède) : sa région tout à fait apicale, si elle était inactive, subit maintenant de nombreuses mitoses, et c'est la constitution qu'il garde pendant le développement de beaucoup d'inflorescences et de fleurs. Pourtant, il existe des apex inflorescentiels à pointe peu active du point de vue mitotique, donc à structure « végétative », et Rohweder et Simon ont montré que certains apex floraux eux-mêmes sont dans ce cas (pervenche de Madagascar, balsamine, Commélinacées).

Il n'est donc plus question d'admettre, comme on avait pu le faire assez récemment, que la floraison se marque obligatoirement par un réveil de la zone de la pointe, qui serait un « méristème d'attente », ni surtout que les pièces florales ne sont pas des phyllomes parce que l'apex qui les forme fonctionne un peu différemment. Des feuilles parfaites peuvent naître d'un méristème « reproducteur » et des phyllomes reproducteurs d'un méristème « végétatif ».

Les inflorescences

Aux distinctions classiques utilisées dans l'étude descriptive (voir la botanique), on ajoutera les notions d'inflorescences *monotèles* et *polytèles,* dues à Troll.

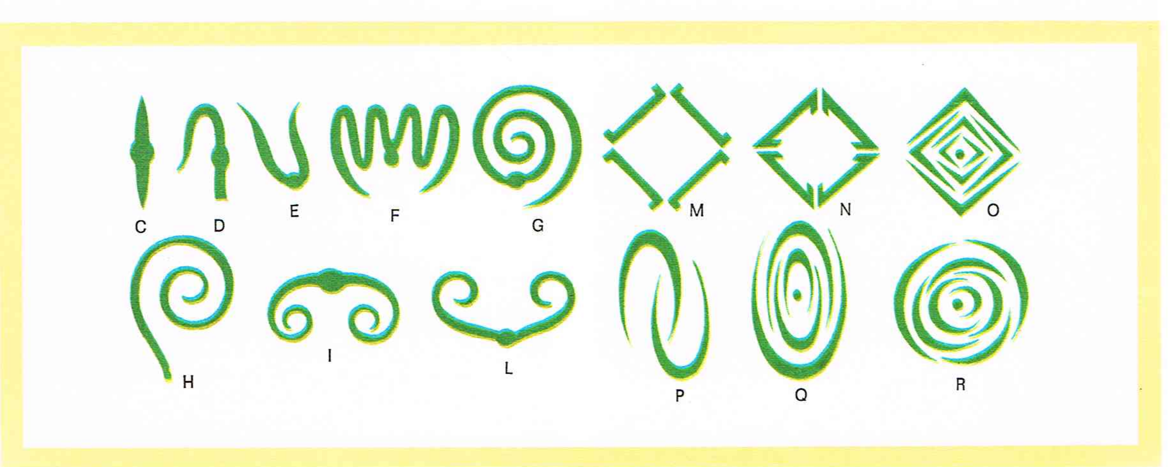
Les *inflorescences monotèles* ne sont pas des inflorescences parfaites : l'axe se termine le plus souvent par une fleur, et ses dernières feuilles forment à leur aisselle des axes pareillement définis, ou *paraclades,* qui peuvent se ramifier à leur tour de la même façon. On passe insensiblement de la zone végétative à la zone sexuée productrice de paraclades. Un *entre-nœud de base* sépare la dernière feuille axillante d'un paraclade de la fleur terminale. L'axe primaire ne forme pas lui-même d'inflorescence nette : c'est avec ses paraclades qu'il en constitue une, qui est encore primitive. Lorsque la tige forme des fleurs isolées à l'aisselle de feuilles végétatives ou passant très progressivement aux bractées, il n'y a pas non plus d'entre-nœud de base, et chaque fleur correspond à un paraclade non ramifié.

Dans les *inflorescences polytèles,* un entre-nœud de base sépare une zone inférieure d'une zone supérieure proprement inflorescentielle, dont l'axe ne se termine généralement pas par une fleur, et produit des bractées et non plus des feuilles. Aux aisselles de ces bractées, peuvent se trouver des fleurs isolées ou de petites *inflorescences partielles.* Au-dessous de cette inflorescence terminale simple ou composée, les feuilles végétatives supérieures abritent encore des paraclades, qui constituent des *coflorescences,* organisées de la même façon que l'inflorescence principale. Cette dernière correspond, en somme, à la sexualisation intense des paraclades d'une inflorescence monotèle qui garde inférieurement d'autres paraclades normaux. D'un point de vue très général, on peut remarquer une analogie entre ce processus et celui de la naissance du néocrâne, qui, chez les Vertébrés, englobe plusieurs métamères et leurs arcs céphaliques en arrière du paléocrâne. Dans l'ensemble, les inflorescences polytèles, plus évoluées que les autres, se trouvent dans des familles plus évoluées; toutefois, il faut signaler que, parmi ces dernières, les Rubiacées par exemple montrent aussi des dispositions inflorescentielles primitives (Leroy).

Les phyllomes végétatifs

Les appendices que produit l'axe, depuis les cotylédons jusqu'aux bractées, sont homologues entre eux et des pièces florales. Ce sont des *phyllomes.* Ils sont stériles, ne formant pas de cellules sexuelles, mais peuvent être le siège d'une reproduction végétative. Ils sont toujours caducs, à de très rares exceptions près *(Welwitschia),* mais vivent plusieurs années chez les plantes à feuilles dites persistantes.

Les cotylédons sont généralement simples. Leur anatomie est intéressante parce que l'évolution vasculaire y est souvent moins poussée que dans les feuilles, et on y détecte aisément des convergents typiques. S'ils sont



I.G.D.A.

▶ *Représentation schématique de* **préfoliation** *ou* **disposition des jeunes feuilles dans le bourgeon.** *La préfoliation peut être, en C, plane; en D, réclinée; en E, condupliquée; en F, flabellée; en G, convolutée; en H, circinée; en I, révolutée; en L, involutée; en M, redupliquée; en N, indupliquée; en O, valvaire; en P, semi-équitante; en Q, équitante; en R, imbriquée. La face ventrale (adaxiale) des feuilles est dirigée vers le haut en E, F, G, I et L, et à droite en C et D; la feuille H est vue de profil, sa face adaxiale à droite; M-R représentent des coupes de bourgeons.*



Archives P2

en principe non chlorophylliens dans la graine, il arrive pourtant qu'ils y soient verts (chez le fusain ou certains *Citrus*). Ils verdissent souvent après la germination si celle-ci est *épigée ;* ils sont alors soulevés vers la lumière par le développement de l'hypocotyle.

Ils sont pétiolés ou non, et leur limbe peut s'allonger fortement par un méristème situé à sa base, comme chez les Onagracées (celui-ci se retrouve dans beaucoup de feuilles). Au contraire, ils peuvent demeurer massifs, gorgés de réserves et plus ou moins engagés dans le sol (germination *hypogée*). Ils peuvent même rester dans la graine et servir de suçoir pour l'utilisation des réserves de l'albumen (Palmiers, Cypéracées, Graminées surtout).

Au cotylédon unique des Monocotylédones succèdent en général des feuilles disposées de façon alterne-distique, dont le cotylédon n'est que la première. Chez les Dicotylédones les cotylédons sont opposés et la phyllotaxie s'établit progressivement au-dessus, parmi les feuilles primordiales, dont la forme, simple, aide fréquemment à comprendre la morphologie modifiée des feuilles supérieures.

Assez souvent, la feuille comprend une *base foliaire* élargie et plate, par laquelle elle s'insère sur la tige et qui peut embrasser totalement celle-ci, et même être fermée autour d'elle (Cypéracées, Graminées). Les faisceaux libéro-ligneux courent parallèlement dans la base foliaire, même chez les Dicotylédones. Il n'est pas rare que cette base manque, ou soit mal définie et tardivement différenciée au cours de l'ontogénie de la feuille. Lorsqu'elle est bien développée, elle devient une *gaine*. Les régions supérieures s'interprètent aisément à partir d'une pareille *lame foliaire*.

Au-dessus, la lame de la feuille devient plus étroite et plus épaisse, et forme un *pétiole,* qui facilite l'orientation du limbe qu'il porte de manière à recevoir au mieux les rayons lumineux ; le pétiole conférerait aussi, par sa fréquente flexibilité en tous sens, un moyen de résister au vent, qui tend à arracher les feuilles. S'il y a simplement resserrement de la lame foliaire pour former le pétiole, on va souvent suivre le long du pétiole les marges de la gaine. Elles sépareront encore la face ventrale, du côté de l'axe porteur, de la face dorsale : le pétiole sera *bifacial* et ses faisceaux formeront en coupe transversale un arc ouvert du côté ventral.

Souvent, on observe de plus un plissement de la lame foliaire selon des lignes longitudinales au niveau du pétiole, avec soudure congénitale des différents plis. Les marges sont encore visibles, mais le pétiole est plus épais et sa vascularisation est tourmentée ; la *chaîne foliaire* se complique avec l'apparition de *faisceaux inversés* (à bois situé du côté dorsal). Très souvent ce plissement intervient déjà dans la gaine, qui possède alors aussi des faisceaux inversés (Guédès).

Architecture des principaux types de phyllomes végétatifs et de l'étamine

pétiole
base
Epanouissement du limbe en éventail

stipule
Division du limbe en folioles palmées
Union des nervures des deux folioles latérales de chaque côté

pétiole
Epanouissement d'un limbe à nervures pennées, mais pas de base

limbe
pétiole
base
Formation du pétiole bifacial

nervures
face ventrale
face dorsale
Feuille rubanée

pétiole
stipule
base
Division d'un limbe à nervation pennée en folioles pennées

mucron
zone transverse 1
limbe
zone transverse 2
pétiole
zone transverse 3
base
Formation par reploiement ventral d'un pétiole et d'un mucron unifaciaux

ligule vraie
base (gaine) séparée du limbe par la ligule vraie
Formation d'une ligule vraie libre

Feuille diplophylle ; La zone transverse 2 a proliféré en une petite lame

Union des stipules et de la ligule vraie en stipule ligulaire ("ligule" des Graminées)

zone tranverse 1
pétiole
zone transverse 3
Feuille en cornet (scyphiée) ; la zone transerve 2 a proliféré en continuité avec le limbe principal

zone transverse 1
zone transverse 2
stipule médiane
Développement d'une stipule médiane par prolifération de la zone transverse 3

sacs polliniques
stipule médiane présente
Etamine ; elle est diplophylle et forme 4 sacs polliniques

Richard Colin



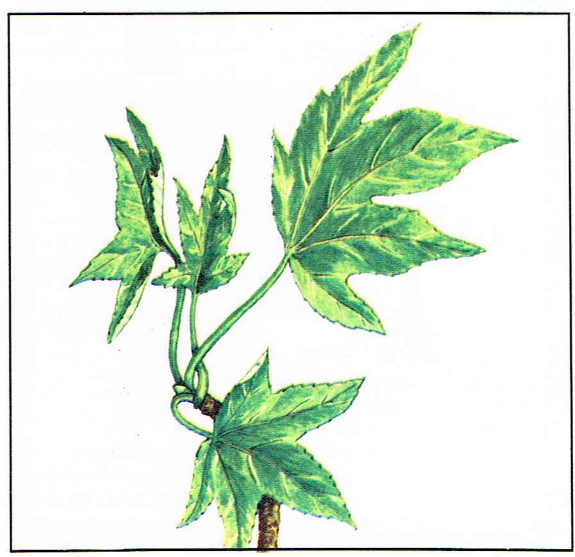
M. et S. Prato

▲ **Nelumbium speciosum,** *le lotus d'Orient (Nymphéacées), est une des plus belles plantes aquatiques à* **feuilles** *peltées, arrondies, portées par de longs pétioles.*

► *Page ci-contre, en bas,* **bourgeon foliaire** *de marronnier* **(Aesculus hippocastanum)** *au début de son développement ; on voit nettement les écailles ou cataphylles qui le protègent.*

Au niveau du passage de la gaine au pétiole, on peut aussi observer le rapprochement et l'union des marges de la gaine ; il y a formation d'une *zone transverse* (Troll), et les deux marges ne se voient plus sur le pétiole : elles sont fusionnées longitudinalement et ventralement. Dans ces conditions, le pétiole ne montre plus de face ventrale : il est *unifacial,* et ses faisceaux sont en général disposés en cercle, ceux du côté ventral étant plus petits. Si les deux faisceaux les plus ventraux sont unis en un seul, c'est le *ventro-médian,* par opposition au *dorso-médian,* qui est le faisceau principal, dorsal, du pétiole.

Au-dessus du pétiole, la lame foliaire s'épanouit largement en un *limbe.* Si le pétiole est bifacial, elle n'a qu'à s'étendre et éventuellement se déplisser, mais elle reste plissée au moins au niveau de la nervure médiane, qui présente donc encore des faisceaux inversés. Les marges du limbe poursuivent celles du pétiole bifacial. Si, au contraire, le pétiole est unifacial, les marges qui y étaient unies doivent se libérer pour se continuer par celles du limbe : il y a formation d'une nouvelle zone transverse.



L. Biagini

► *Le liquidambar forme des rameaux courts à feuilles alternes.*

Celle-ci se manifeste souvent par un simple bourrelet, mais il peut s'y former une foliole, dite transverse (Troll), ou bien une portion de limbe continue avec le limbe dorsal usuel. La feuille est alors *peltée* et son pétiole semble inséré sur le dos et non sur le bord du limbe (capucine). Dans ce cas, si le limbe est en cornet au lieu d'être plat, la feuille est *ascidiée.* Seules les feuilles dont le pétiole est unifacial peuvent être peltées ou ascidiées. Parfois aussi un élément de limbe en forme de foliole transverse formé par la zone du même nom est soudé suivant sa région longitudinale médiane à la région opposée du limbe principal : la feuille est alors *diplophylle.* Cette disposition, très rare à l'état végétatif, est celle de toutes les *étamines.*

La zone transverse inférieure, au bas du pétiole, peut également former une lame foliacée, ou *stipule médiane.* Si le pétiole est bifacial, la face ventrale, apparente à ce même niveau, peut aussi produire une ou plusieurs petites écailles, lesquelles constituent une *ligule vraie* (Troll), comme chez des Apocynacées ou Asclépiadacées (Guédès). Si cette ligule s'unit à des stipules portées par la marge voisine, il y a formation d'une *stipule ligulaire,* par exemple, la « ligule » des Graminées.

Les *stipules* ne sont en effet que de petites folioles qui, au lieu d'être formées en haut du pétiole, le sont en bas, sur les marges de la base. Elles prennent parfois la forme de vraies folioles, voire de petites feuilles (pensée, gaillets). En général, elles se développent fortement quand le primordium foliaire est encore tout jeune, et protègent sa partie supérieure (développement *proleptique*). Elles cessent ensuite de croître, et peuvent être relativement très petites à l'état adulte. Les stipules donnent souvent l'impression de s'insérer sur la tige si la base est réduite ; cependant, l'étude de leur anatomie, qui montre qu'elles sont irriguées par les faisceaux latéraux du pétiole, et l'étude de celle des primefeuilles des rameaux, où la base est plus nette, permettent de saisir leur signification.

Il existe, en général, deux stipules, une de chaque côté, mais il peut y en avoir deux ou plus de part et d'autre (sureau, Rubiacées Rubioïdées). Si les feuilles sont opposées, leurs deux stipules adjacentes peuvent s'unir en une seule, qui prend souvent tout à fait la forme d'une stipule simple, mais tend pourtant à se diviser en deux à certains nœuds (stipule *interpétiolaire*). Les stipules peuvent être représentées par des épines (robinier) ou de simples glandes (Crucifères).

Le *limbe* de la feuille est simple ou divisé en folioles. Dans une plante donnée, on trouve très souvent des intermédiaires entre des feuilles simples et des feuilles composées de folioles : ces dernières s'unissent, ou bien le limbe se découpe. Il n'y a aucune différence fondamentale entre les deux dispositions.

Les nervures de la feuille simple sont disposées de façon *palmée* lorsqu'elles divergent à partir du sommet du pétiole, et de façon *pennée* lorsqu'elles sont insérées latéralement de part et d'autre de la *nervure médiane* qui prolonge le pétiole. Là encore, il n'y a pas de différence fondamentale entre les deux organisations. L'étude de la vascularisation montre que les nervures pennées se continuent longitudinalement dans la nervure médiane. Elles s'en écartent d'autant plus haut qu'elles sont plus proches de sa ligne médiane, au lieu de s'écarter toutes en même temps au sommet du pétiole, comme dans l'autre cas (Guédès). La nervure médiane devient donc de plus en plus frêle en allant vers la pointe. L'examen de feuilles dont un secteur est blanc par mutation d'une des initiales du primordium foliaire (qui sont en petit nombre) révèle la même architecture (Bugnon et Dulieu).

Chez les Monocotylédones, la nervation du limbe est souvent parallèle : c'est que les nervures ne sont ni épanouies, comme dans la nervation palmée, ni rapprochées partiellement en nervure médiane, comme dans la nervation pennée. La feuille est *rubanée,* mais elle n'est pas essentiellement différente de celle des Dicotylédones.

Il arrive que les marges du limbe convergent ventralement vers la pointe en une nouvelle zone transverse. Un petit mucron unifacial se forme alors (tulipe, jacinthe). Parfois, chez les Monocotylédones, toute la portion située au-dessus de la base est unifaciale, avec évidemment interposition d'une zone transverse. C'est alors l'ensemble du pétiole et du limbe qui prend l'aspect d'un pétiole unifacial (divers *Allium* et joncs). Un mucron *bifacial* correspondant à celui des feuilles de tulipe ou de jacinthe

D. Lecourt - Jacana

peut aussi exister chez des Dicotylédones (Cucurbitacées) ; dans les deux cas, il se forme le premier au cours de l'ontogénie du limbe dont le reste apparaît en dessous, par croissance intercalaire.

Les feuilles *composées* ont un limbe divisé en folioles, qui en sont des portions irriguées par les nervures maîtresses : elles seront donc soit pennées, soit palmées. Dans le premier cas, un prolongement du pétiole correspondant à la nervure médiane prend le nom de *rachis*. Celui-ci peut être unifacial, au moins en partie, si le pétiole l'est (Troll, Guédès).

Il arrive que des feuilles composées soient réduites à leur pétiole ou à leur pétiole et leur rachis : ce sont des *phyllodes*. Dans ce cas, d'autres feuilles de la même plante ou de plantes d'espèces voisines (acacia, Ombellifères) montrent ces folioles et permettent donc de prouver l'hypothèse d'une réduction.

Le long d'un rameau, la succession des feuilles rappelle celle de la pousse principale issue de la graine. La ou les deux premières feuilles, presque verticillées, sont les préfeuilles. Elles sont séparées le plus souvent de la zone d'insertion, par une sorte d' « entre-nœud », ou *hypoprophylle*. Si celui-ci manque, la ou les préfeuilles « bloquées » dans l'aisselle peuvent émettre un fort rameau axillaire (vigne). La préfeuille unique des Monocotylédones correspond très généralement à un seul phyllome, dont la nervure médiane et une des deux nervures latérales principales sont les seules développées et occupent deux carènes (préfeuille bicarénée). Cette préfeuille est adossée à la tige par l'espace compris entre les carènes. Celles-ci sont parfois occupées par deux nervures latérales, la médiane manquant. Chez les Dicotylédones, il y a deux préfeuilles, en principe disposées à droite et à gauche. Il arrive qu'elles soient unies en une seule pièce adossée en apparence (lierre), ou qu'il y ait véritablement une seule préfeuille (vigne).

La phyllotaxie du rameau s'établit progressivement au-dessus des préfeuilles comme au-dessus des cotylédons. Dans certains cas, des préfeuilles ont la forme de petites feuilles entières, mais elles sont souvent réduites à des bases. Les premiers phyllomes qui les suivent sont fréquemment de morphologie plus simple que les suivants, qu'ils permettent d'interpréter.

Chez les arbres en particulier, le bourgeon axillaire est dormant la première année, et ses premiers phyllomes sont représentés par des écailles épaisses, ou *cataphylles*, séparées par des entre-nœuds extrêmement courts qui protègent le point végétatif pendant l'hiver. Les deux inférieures sont les préfeuilles. Lorsqu'au printemps le bourgeon *débourre*, les écailles s'écartent et tombent, tandis que le point végétatif reprend son activité ; mais les premiers phyllomes qu'il forme sont souvent de morphologie intermédiaire entre celles des écailles et des feuilles. Toujours chez les arbres, les préfeuilles et écailles peuvent correspondre à la base foliaire (groseillier), au pétiole (érable), à l'ensemble de la feuille (troène), à la pointe du limbe (quelques fusains), mais aussi aux stipules (hêtre, chêne) ; il y a, dans le dernier cas, deux fois plus d'écailles que de phyllomes.

Le bourgeon terminal des arbres est particulier. Puisqu'il domine un axe qui a formé auparavant des feuilles parfaites, et n'en représente pas une ramification, ses cataphylles inférieures ne sont pas des préfeuilles, mais s'intègrent à la phyllotaxie de l'ensemble de la tige qu'il

▲ *Les feuilles composées, ici de* **Gleditsia triacanthos**, *ont un limbe divisé en folioles, qui en sont des portions irriguées par les nervures maîtresses.*



Archives P2



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Ermie - Jacana

▲ ***A gauche,* fleurs *et* bractées *de bougainvillées.* *A droite,* Lilium martagon, *le lis martagon; il se trouve en France dans les prairies et les bois de montagne; au sommet de la haute tige, trois à huit fleurs pendent en grappe; les* tépales, *rose violacé, sont recourbés et dressés à partir du milieu.***

domine. Après avoir formé des feuilles, celle-ci produit souvent des phyllomes intermédiaires entre les feuilles et les cataphylles avant les cataphylles vraies.

Les phyllomes bractéaux et floraux

Lorsqu'une pousse fleurit, elle forme au-dessus des feuilles végétatives proprement dites des feuilles plus réduites, puis des phyllomes spéciaux rassemblés en une sorte de bourgeon terminal, qui est une fleur : c'est le cas de la fleur isolée de tulipe.

Si les fleurs sont groupées en inflorescence, les rameaux de celle-ci sont à l'aisselle de bractées, lesquelles sont plus ou moins distinctes des feuilles et correspondent, suivant les cas, à leurs diverses parties comme les cataphylles auxquelles elles font parfois directement suite (Rosacées arborescentes).

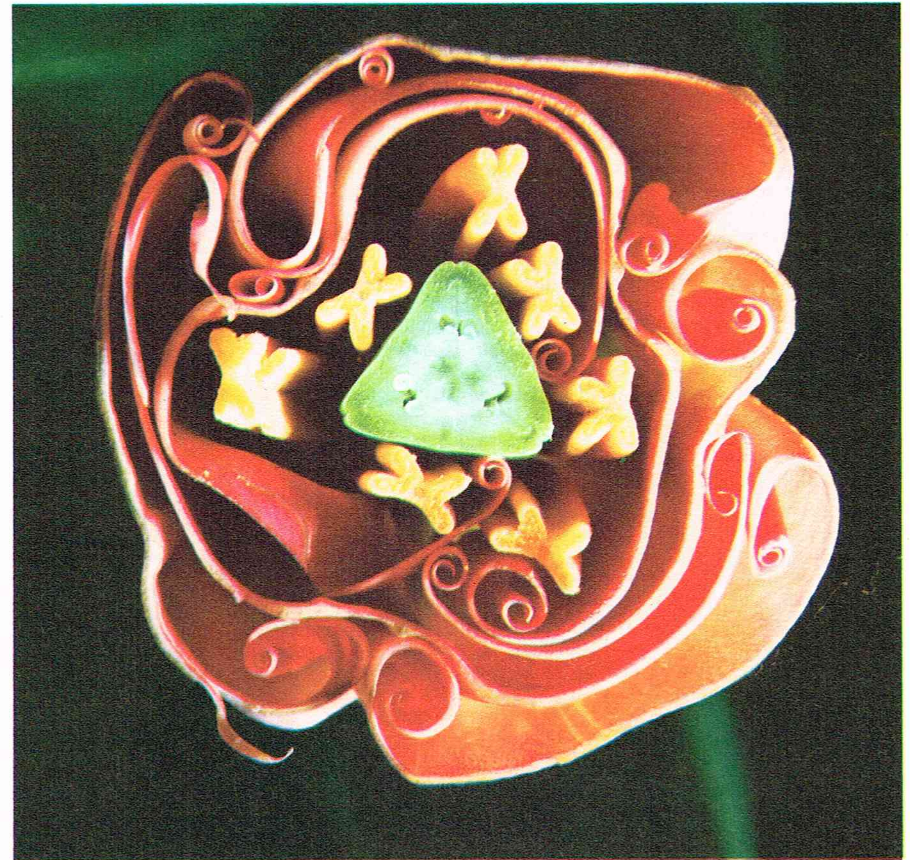
Une fleur terminale correspond à un bourgeon terminal et n'a pas de préfeuilles. Une fleur d'inflorescence située à l'aisselle d'une bractée est un bourgeon axillaire, et l'axe de celui-ci porte très normalement une préfeuille (Monocotylédones) ou deux préfeuilles, nommées *bractéoles*. Celles-ci peuvent être situées à divers niveaux du pédoncule floral; elles manquent parfois, et les sépales inférieurs sont alors disposés latéralement comme l'auraient été les bractéoles : ce sont eux qui sont en fait les bractéoles (Eichler). Ailleurs, elles sont simplement avortées et les sépales placés comme si elles existaient.

En général, le pédoncule floral forme les phyllomes floraux immédiatement après les bractéoles, mais il peut produire des bractées intermédiaires à aisselles vides (Éricacées). Les bractéoles (ou l'une d'elles) forment à leur aisselle des rameaux inflorescentiels dans les dispositions cymeuses. Le rameau axillaire de premier ordre de l'inflorescence peut évidemment aussi être un axe allongé avec, au-dessus de ses préfeuilles, de nombreuses bractées abritant chacune un rameau de second ordre avant d'être ou non terminé par une fleur.

La fleur, comme la tige, est généralement à symétrie axiale : elle est alors *actinomorphe*. Elle acquiert souvent une symétrie bilatérale, et devient *zygomorphe*, ce qui implique qu'elle soit située latéralement. Il n'existe pas de fleurs zygomorphes terminales; celles qui deviennent terminales acquièrent aussi l'actinomorphie : elles deviennent *pélориées* (Labiées, Scrofulariacées). La zygomorphie semble liée à l'adaptation à la pollinisation par des Insectes volants à longue trompe.

La fleur comporte d'abord, fondamentalement, un ensemble de pièces vertes en phyllotaxie le plus souvent quinconciale (chez les Dicotylédones); ce sont les *sépales* qui forment le calice. Les sépales naissent successivement, comme des feuilles. Ils sont parfois soudés en un tube et naissent ainsi; leur union est congénitale. Il n'y a que trois sépales chez les Monocotylédones; comme ils sont souvent peu différents des pétales, on les appelle alors, comme ces derniers, des *tépales* (Candolle). Les pétales se trouvent au-dessus des sépales, donc à l'intérieur de la coupe formée par ces derniers. Ils forment la *corolle*. Les sépales ne constituent pas un vrai verticille, si leur naissance est successive et si les entre-nœuds qui les séparent ne sont pas tout à fait nuls; les pétales alternent avec eux. La fleur semble adaptée à la mise en évidence des pétales, qui attirent des Insectes pollinisateurs. Les pétales naissent simultanément et sont souvent soudés congénitalement en tube au moins vers le bas *(corolle gamopétale)*, disposition plus évoluée que l'état libre. Il est exceptionnel que leur soudure soit postgénitale. Sépales et pétales, qui peuvent manquer ensemble ou isolément, sont stériles et constituent le *périanthe*.

Au-dessus des pétales, se trouve l'*androcée*, formé de phyllomes mâles, ou *étamines*. Il s'agit de pièces diplophylles (Baum, Leinfellner), dont les marges du limbe principal et celles de l'élément antérieur porté par la zone transverse se creusent de quatre *sacs polliniques*, où s'isolent les cellules mâles. Le limbe diplophylle, qui prend ici le nom d'*anthère*, peut ne pas être tout à fait homologue du limbe de la feuille et ne correspondre qu'à



Archives P2

une portion supérieure ou moyenne de celui-ci. Le pétiole, ou filet, peut dominer une base, et, comme il est nécessairement unifacial, il n'est pas surprenant que puisse exister une stipule médiane (chez certaines Crucifères).

Il y a, dans beaucoup de cas, deux verticilles d'étamines, dont les pièces alternent entre elles. Si les pièces du premier verticille alternent avec les pétales, il y a *diplostémonie*. Lorsque le premier verticille a des pièces opposées aux pétales, il y a *obdiplostémonie :* en fait, il s'agit alors du second verticille, qui se trouve déplacé vers l'extérieur par une déformation sectoriale régulière de l'axe floral (Stroebl, Leins, Gelius). Par contre, lorsqu'il n'y a qu'un seul verticille d'étamines, il peut être véritablement opposé aux sépales si ces derniers existent seuls. S'il est opposé aux pétales, alors présents, il faut envisager la possibilité qu'un premier verticille soit manquant; un tel phénomène est établi chez les Primulacées, où le verticille manquant peut être représenté par des staminodes, étamines stériles et écailleuses. La zygomorphie s'accompagne d'une réduction plus ou moins importante de l'androcée.

Il est possible que, dans certains cas, les pétales proviennent d'étamines stérilisées, avec lesquelles ils présentent de nombreux intermédiaires. Beaucoup de pétales sont en particulier diplophylles. L'écaille nectarifère de ceux de nombreuses renoncules est ainsi le limbe surnuméraire de la zone transverse. Cependant, les pétales et les étamines semblent provenir de phyllomes sexués ancestraux de morphologie intermédiaire (Hiepko).

Dans les familles primitives, les étamines sont nombreuses et disposées en spirale, comme les feuilles végétatives; on peut tracer de nombreuses parastiques dans leur ensemble : l'androcée est *polystémone* (Magnoliacées, Renonculacées). Ce cas est à distinguer soigneusement de la multiplication secondaire d'étamines en nombre fondamentalement limité et représentant un ou deux verticilles, ce qui correspond à une disposition très spécialisée (Pæoniacées, Hypéricacées) ; il y a alors formation de faisceaux d'étamines à la place d'une seule, et il est préférable de parler d'androcée *méristémone* (à étamines divisées) que polyadelphe (à étamines soudées en faisceaux). On a montré récemment, dans des plantes à étamines simples (tabac), que la section d'un jeune primordium staminal conduit à l'apparition de deux étamines (Hicks). Dans l'androcée méristémone, la multiplication est spontanée et bien plus intense, mais le phénomène est le même. Les étamines peuvent avoir leurs filets unis entre eux en tube, ou surtout unis à la corolle lorsque les pétales sont unis en tube.

Au-dessus de l'androcée, on trouve le *gynécée,* formé de phyllomes femelles, ou carpelles, isolés ou, plus souvent, unis soit postgénitalement (Apocynacées, Asclépiadacées), soit (le plus souvent) congénitalement, au moins en bas. Ils peuvent être nombreux et spiralés s'ils sont libres; ils sont parfois disposés en deux verticilles, mais en général en un seul, de position variable par rapport à l'androcée, et sont souvent en nombre inférieur à celui des sépales ou pétales. Il n'y a parfois qu'un seul carpelle par fleur.

Les carpelles sont repliés longitudinalement et leurs marges forment les *ovules,* qui sont des folioles particulières (Celakovsky, Guédès). Ceux-ci se trouvent enclos dans la cavité constituée par le carpelle solitaire ou uni à ses voisins (placentation *axile*), ou bien dans la cavité commune formée par les carpelles unis les uns aux autres mais non repliés (placentation *pariétale*).

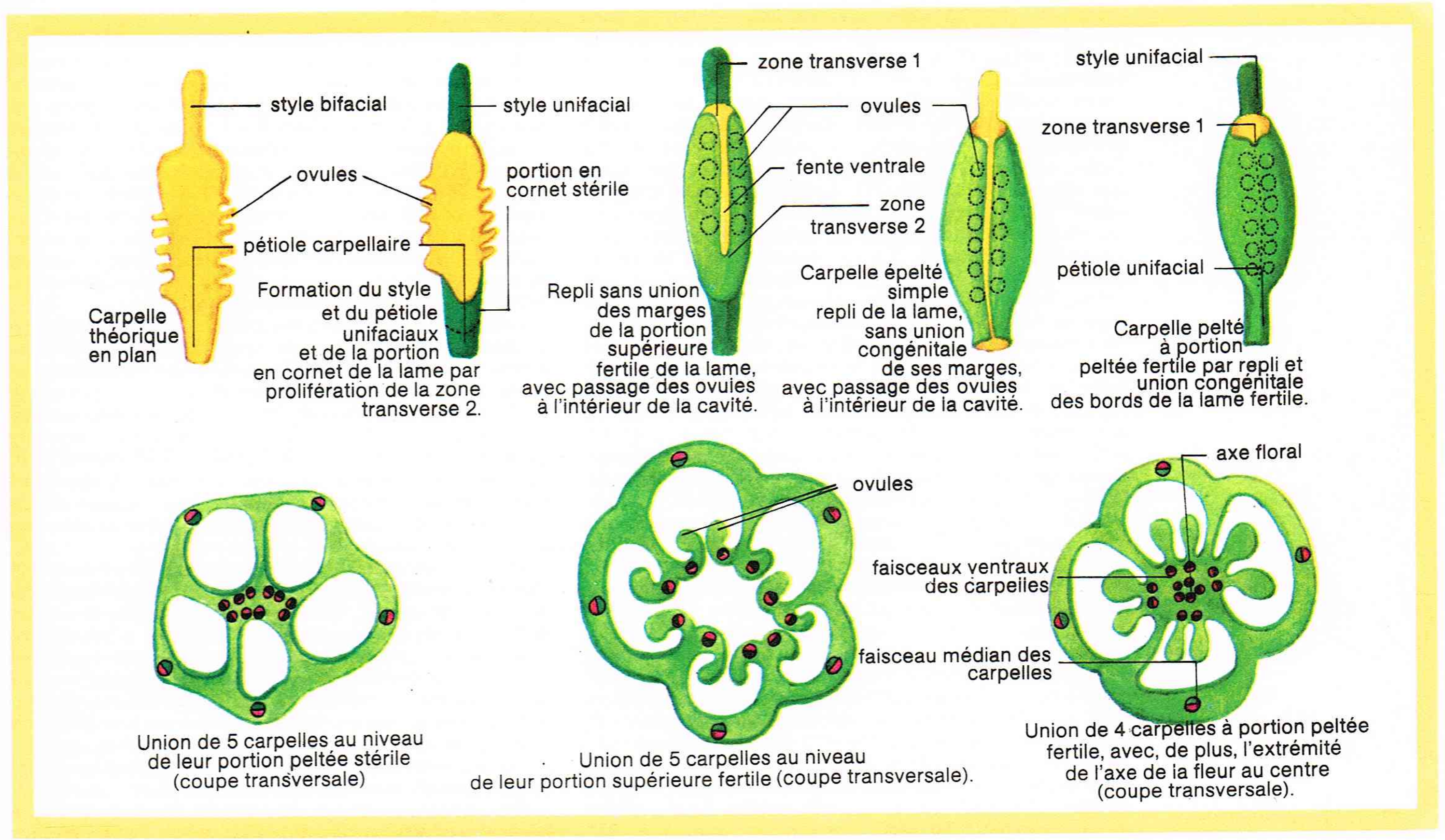
Les ovules disposés en une seule rangée sont fondamentalement *marginaux,* mais la prolifération de la région dorsale du carpelle près de leur insertion fait apparaître de fausses marges, qui ont fait croire qu'ils étaient insérés sur la surface ventrale. Ils peuvent être multipliés sur les bords et portés par des placentas massifs, dont la signification n'est pas bien claire. Les cas de placentation réellement *laminale,* où les ovules nombreux sont, en apparence au moins, portés par la face ventrale du carpelle *(Butomus, Papaver),* restent aussi à interpréter.

Deux placentas voisins appartenant à deux marges adjacentes de carpelles différents peuvent s'unir en un seul, mais les ovules, s'ils sont anatropes, sont alors courbés à gauche et à droite, c'est-à-dire vers la nervure médiane du carpelle auquel ils appartiennent.

Le carpelle correspond à diverses portions de la feuille, mais ses homologies restent à préciser dans chaque cas. Il est très généralement ascidié, et montre effectivement un pétiole unifacial, mais qui ne correspond pas forcément à celui de la feuille ou au filet de l'étamine. Quand les carpelles sont unis, ces pétioles le sont très généralement, mais peuvent souvent être reconnus grâce à l'anatomie et

◀ Page ci-contre, en bas, section transversale d'une jeune fleur de tulipe légèrement double* (Tulipa gesneriana) *; on voit très nettement de l'extérieur vers l'intérieur les* tépales, *les* étamines *(androcée) et le* pistil *(gynécée). Ce dernier est normal, mais il y a sept étamines, dont une anormale, et sept tépales.

***▼ Représentation schématique des différentes structures de* carpelle.**



Richard Colin

▶ ***Caryopse de blé en germination.***


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

la tératologie. Souvent, la région ascidiée est stérile, les marges unies congénitalement n'ayant pas formé de folioles ovulaires.

L'état ascidié des carpelles est souvent masqué parce que, au-dessus de la zone transverse qui domine la région ascidiée, les marges sont soudées postgénitalement. Il est donc d'un grand intérêt d'étudier le carpelle jeune pour en comprendre la structure.

Les carpelles ne sont vraiment unis en un gynécée *syncarpe* que si cette union est congénitale, au moins en bas; sinon, il y a encore *apocarpie,* comme lorsqu'ils sont libres.

Les ovules sont des folioles elles-mêmes ascidiées et ligulées de façon complexe (Guédès). Ils ont le plus souvent deux téguments, enveloppant leur pointe (apex de la nervure médiane de la foliole), qui est le *nucelle* et où se différencie la cellule femelle. Certains ovules sont *unitegminés* (munis d'un seul tégument) par soudure, souvent imparfaite au sommet de leurs deux téguments (Rosacées, Renonculacées). Chez la plupart des Gamopétales au contraire, l'ovule est réellement unitegminé, et son tégument unique correspond au tégument *interne* des ovules bitegminés.

Le pétiolule de la foliole ovulaire est le *funicule*. Les téguments laissent ouvert, à l'extrémité opposée à son insertion, un orifice ou *micropyle*. Mais, le plus souvent, l'ovule est replié sur son funicule et soudé à lui le long d'un *raphé :* il est *anatrope,* alors qu'il était auparavant *orthotrope*. Cette dernière disposition, d'apparence plus simple, semble plus évoluée, au moins chez les Monocotylédones (Sporne). L'ovule *campylotrope* est intermédiaire. Le nucelle peut aussi proliférer du côté du raphé et déterminer une courbure supplémentaire : l'ovule devient alors *amphitrope*.

La région supérieure des carpelles s'allonge en style terminé par le stigmate qui reçoit le pollen. Le style est sans doute le plus souvent unifacial (Baum. Guédès). Style et stigmates des carpelles d'un même gynécée sont souvent unis.

En apparence l'*ovaire,* formé par les portions inférieures ovulifères des carpelles, est souvent situé sous la fleur; il est *infère*. On ne sait pas encore si dans ce cas les régions inférieures des pièces du périanthe et de l'androcée se sont unies à lui, ou si une coupe formée par l'axe de la fleur a déplacé vers le haut l'insertion de ces pièces et s'est soudée à l'ovaire.

Les différents verticilles floraux sont en général rapprochés les uns des autres, mais l'axe peut s'allonger entre certains d'entre eux. En dessous de l'androcée, l'entre-nœud sera un *androgynophore ;* en dessous du gynécée il sera un *gynophore*. L'axe s'épuise en produisant les carpelles, mais souvent il en subsiste au milieu de ceux-ci un moignon, qui sert à la cohésion centrale du gynécée. Tératologiquement, il peut poursuivre sa croissance et former soit une fleur emboîtée dans le gynécée de la première *(surfleur)* et qui peut montrer à son tour le même phénomène, soit un rameau inflorescentiel ou végétatif. La fleur est alors *prolifère*.

Les hypothèses d'après lesquelles tous les ovules sont portés par l'axe floral chez certaines Angiospermes sont dénuées de fondement. Tout au plus a-t-on vu que, chez un millepertuis, en plus des très nombreux ovules normaux, quelques-uns peuvent effectivement être formés par la pointe de l'axe floral, entre les placentas ordinaires (Dupuy et Guédès).

Beaucoup de fleurs sont *unisexuées*. Ou bien alors il manque l'un des deux appareils sexués, qui peut réapparaître occasionnellement; c'est l'*unisexualité par avortement,* qui est évoluée. Ou bien, semble-t-il, le verticille mâle ou femelle n'existe véritablement pas, et l'apparition de l'autre sexe ne peut se faire que par transformation du seul verticille présent (chanvre, houblon). Cette unisexualité vraie est peut-être primitive.

Les phyllomes floraux n'abritent pas de bourgeons axillaires, mais ceux-ci peuvent apparaître tératologiquement et être floraux ou végétatifs, même à l'aisselle des étamines et des carpelles. On voit que cet accident est très aisé à comprendre et ne doit en aucun cas conduire à admettre que les fleurs où on le constate, et qui sont très variées (Convolvulacées, Malvacées, Crucifères, Solanacées), sont des inflorescences contractées, ce qu'on a malheureusement fait, dans le cas des Crucifères en particulier!

La racine

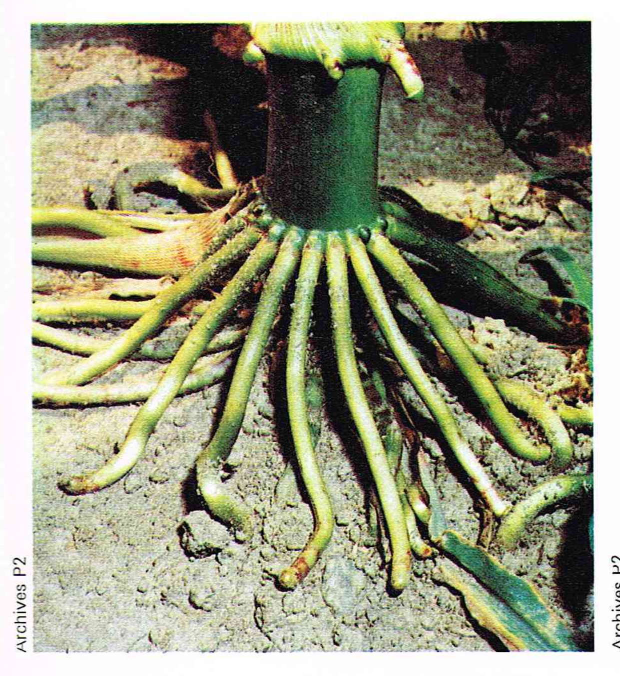
Opposée à la plumule, ou bourgeon terminal de l'embryon, se trouve la *radicule,* qui, lors de la germination, se développe en une racine, bientôt ramifiée. Celle-ci naît profondément chez les Graminées, mais aussi chez la capucine, et les tissus périphériques qu'elle perfore pour sortir demeurent autour de sa base sous forme d'un étui, ou *coléorhize*.

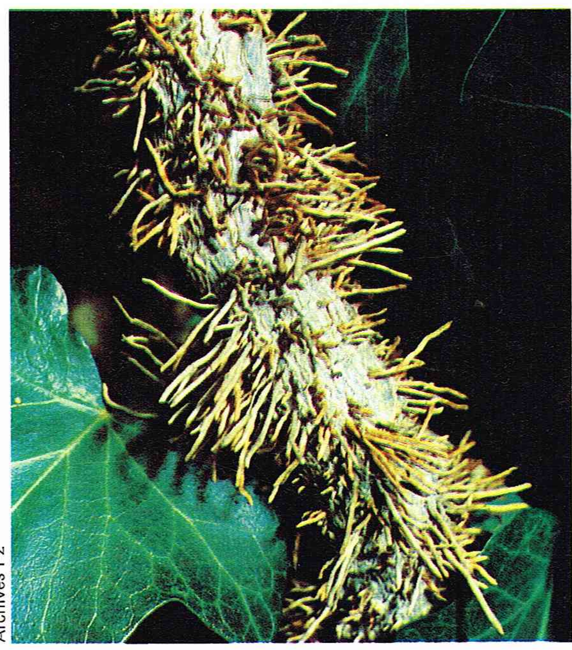
La racine est, en principe, à géotropisme positif et, sauf exception, dépourvue de chlorophylle. Elle s'allonge, chez les Angiospermes, grâce à des cellules initiales disposées en trois couches, qui ne sont pas toujours distinctes. La région sous-jacente à celles-ci, du côté du collet, est peu active mitotiquement. C'est le *centre quiescent* (Clowes); mais, à la différence des cellules de la pointe de l'apex de la tige, les siennes souffrent seulement d'un allongement de la phase G_1 de leur cycle mitotique. Elles se « réveillent » si la région plus proche du collet, mitotiquement active, a été détruite par irradiation, à laquelle, n'étant pas occupées à synthétiser leur ADN, elles sont bien moins sensibles.

Vers la pointe, des initiales communes peuvent donner le *rhizoderme* (épiderme de la racine) et la *coiffe,* formation apicale conique coiffant la racine (Dicotylédones), ou bien les initiales les plus apicales ne donnent que la coiffe (Monocotylédones). Cette coiffe aide à la progression de la racine dans le sol en protégeant le méristème terminal et parce que ses cellules s'entourent d'un mucilage lubrifiant produit par leur appareil de Golgi. Elle a, par ailleurs, un rôle inhibiteur de la croissance de la racine et semble commander son orientation en direction du sol *(géotropisme)*.

La racine progresse rapidement dans le sol, à la recherche de nouvelles régions humides. A une certaine distance de la pointe, les cellules de son assise externe (rhizoderme), qui ne correspond pas tout à fait à l'épiderme de la tige parce que cette assise n'est pas continue autour de la pointe chez les Monocotylédones et y est hypertrophiée en coiffe chez les Dicotylédones, forment par protrusion des *poils absorbants,* par où pénètrent l'eau et les substances que celle-ci contient en solution. Au-dessus, les poils disparaissent, quoique l'absorption puisse encore avoir lieu.

Les tiges souterraines (rhizomes) des Dicotylédones forment des racines adventives, de même que les stolons,


Archives P2


Archives P2

◀ *A gauche, partie basale de la tige de maïs* **(Zea mays)** *montrant les* **racines adventives.** *A droite,* **racines adventives,** *pointues, de lierre ; elles permettent aux longues tiges de la plante de s'agripper aux écorces et aux pierres.*

et elles sont souvent en relation précise avec les insertions foliaires, comme chez les Labiées.

Adventives ou non, les racines ne forment pas d'appendices autres que leurs poils absorbants. Si elles se ramifient souvent très abondamment, la ramification n'est évidemment pas axillaire ; elle est de plus endogène. Ce sont des cellules profondes de l'endoderme (Ptéridophytes) ou du péricycle (Spermaphytes) qui se divisent pour produire un rameau, lequel doit faire effraction à travers l'écorce. Cette ramification se produit assez loin de l'apex. Elle semble aussi contrôlée par des corrélations de croissance mettant en cause la pointe de la racine porteuse (la mort ou le ralentissement de celle-ci cause la ramification). Elle ne se localise pas au hasard, mais les rameaux naissent en face, ou de part et d'autre, des faisceaux ligneux, et l'on peut parler de *rhizotaxie,* comme on parle de phyllotaxie.

Comme les tiges, les racines sont souvent tubérisées et servent d'organe de survie pendant la période de repos. A la reprise de la végétation, ou bien la même tige, demeurée à l'état de rosette, commence son allongement (betterave), ou bien des rameaux axillaires de la base des pousses annuelles précédentes assurent la formation de nouvelles pousses tandis que la racine continue à s'épaissir (bryone, *Phytolacca*).

Il arrive fréquemment chez les arbres que les racines forment des bourgeons adventifs, qui sont à l'origine de drageons. Les racines des arbres s'anastomosent souvent entre elles, formant des sortes d'individus secondaires de la même espèce. Très exceptionnellement, le méristème apical de la racine peut former lui-même, d'une manière encore mal connue, un bourgeon adventif (*Neottia* et quelques autres Orchidées). Il arrive même, chez des Orchidées, qu'une sorte de racine très particulière forme un manchon autour d'un stolon (Kumazawa).

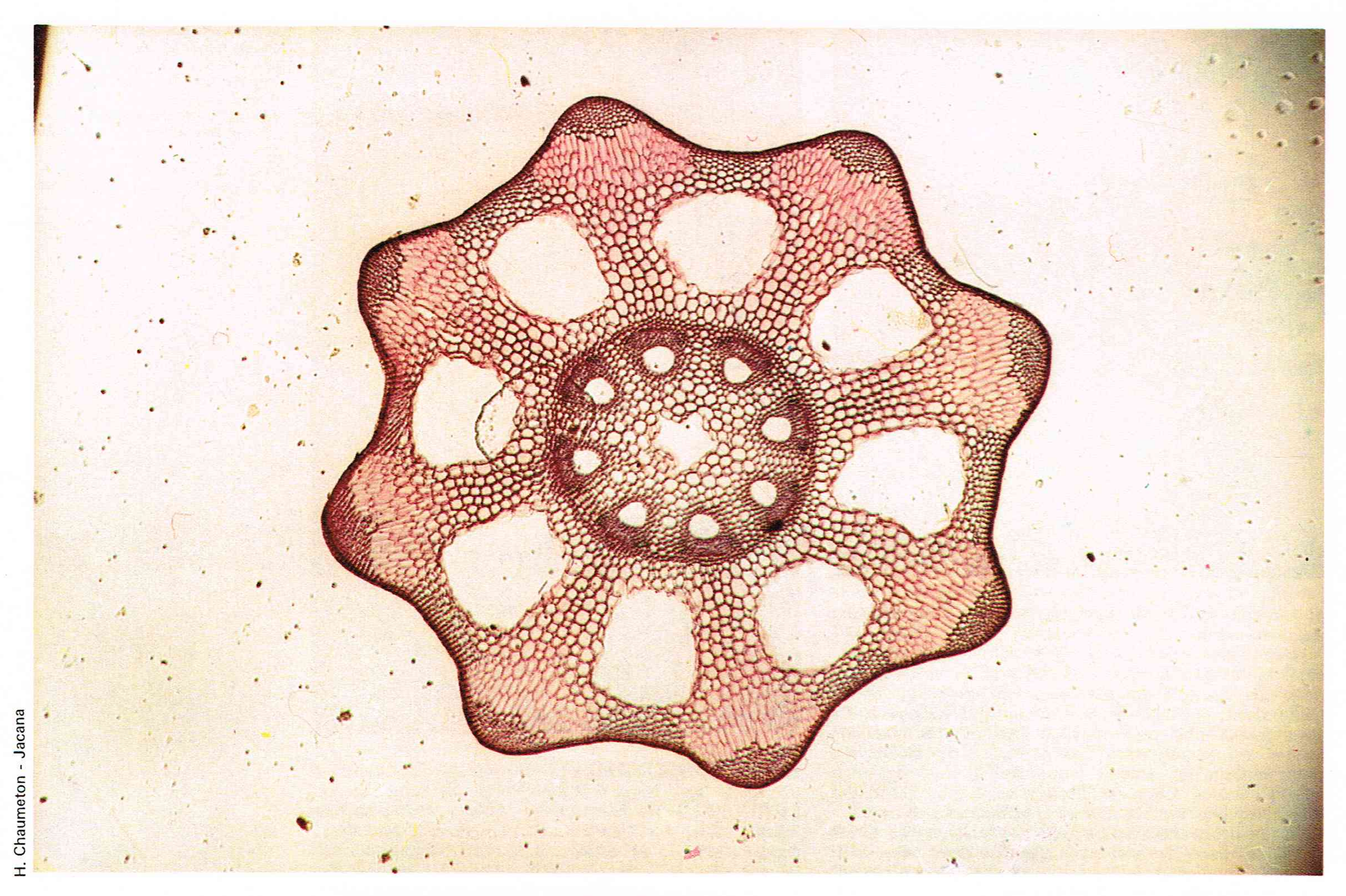
Conclusion sur la métamérie du végétal

Le végétal est formé de pousses dont la première est née de la plantule, et dont les autres sont nées de bourgeons axillaires, ou parfois adventifs, de la première et des suivantes. Bourgeons adventifs et axillaires sont localisés de façon précise sur le corps de la plante. Un végétal est, de ce point de vue, une colonie de pousses toutes potentiellement capables de former un bourgeon floral ou inflorescentiel terminal. Il s'agit déjà d'une sorte de métamérie, ou répétition ordonnée dans le corps d'un organisme d'une sorte de monomère biologique.

De plus, chaque pousse est elle-même constituée par la répétition de métamères, dont l'existence est signalée par les phyllomes cotylédonaires ou préfoliaires, végétatifs, puis bractéaux et floraux. Cette métamérie se manifeste aussi dans l'anatomie de la tige. La stèle primaire est en effet constituée de faisceaux en relation avec les feuilles. Les faisceaux proprement caulinaires sont très rares. Les faisceaux correspondant à une feuille descendent en général bien en dessous du nœud qui la porte. Aussi la stèle est-elle divisée en éléments intriqués en rapport avec les feuilles (Majumdar, Priestley, Duchaigne). La moelle échappe à cette métamérisation, de même que la pointe de l'apex, siège des cellules initiales.

BIBLIOGRAPHIE

BIERHORST D.W., *Morphology of Vascular Plants,* New York, 1971. - CLOWES F.A.L., *Apical Meristems,* Oxford, 1961. - DORMER K.J., *Shoot Organization in Vascular Plants,* Londres, 1972. - EAMES A.J., *Morphology of Vascular Plants. Lower Groups,* New York, 1936. - ID., *Morphology of the Angiosperms,* New York, 1961. - EICHLER A.W., *Blüthendiagramme,* Leipzig, 1875-78 ; réimpr. Eppenheim, 1954. - EMBERGER L., *Éléments de morphologie florale,* Paris, 1931. - FOSTER A.S. et GIFFORD E.M., *Comparative Morphology of Vascular Plants,* San Francisco, 1959. - GIFFORD E.M. et CORSON G.E., *The Shoot Apex in Seed Plants,* in *Bot. Rev.,* vol. 37, 143-229, 1971. - GUÉDÈS M., *Contribution à la morphologie du phyllome,* in *Mém. Mus. Hist. Nat.,* B, 21, 1972. - GUTTENBERG H. von, *Grundzüge der Histogenese höheren Pflanzen,* 2 vol., Berlin, 1960-1961. - ID., *Histogenese der Pteridophyten,* Berlin, 1966. - LOISEAU J.-E., *la Phyllotaxie,* Paris, 1969. - LORENZEN H., *Physiologische Morphologie der höheren Pflanzen,* Stuttgart, 1972. - MANGENOT G., *Données élémentaires sur l'angiospermie* in *Ann. Univ. Abidjan E,* 6 (1), 1973. - MAKSYMOWYCH R., *Analysis of Leaf Development,* Cambridge, 1973. - NOZERAN R. et al., *Intervention of Internal Correlations in the Morphogenesis of Higher Plants,* in *Adv. Morph.,* vol. 9, p. 1-66, 1971. - RAUH W., *Morphologie der Nutzpflanzen,* Heidelberg, 1952. - SINNOTT E.W., *Plant Morphogenesis,* New York, 1960. - SPORNE K.R., *The Morphology of Pteridophytes,* 2e éd., Londres, 1966. - ID., *The Morphology of Gymnosperms,* Londres, 1965. - STEEVES T.A. et SUSSEX I.M., *Patterns in Plant Development,* Englewood Cliffs 1972. - TORREY J.G., *Development in Flowering Plants,* New York, 1967. - TROLL W., *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, I, Vegetations Organe,* 3 vol., Berlin, 1937-42 ; réimpr. Koenigstein, 1967-1971. - ID., *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie,* 2 vol., Iéna, 1954-1957. - ID., *Die Infloreszenzen,* 2 vol. (en cours), Stuttgart, 1964-1969. - WEBER H., *Gestalt und Organisation der höheren Pflanzen,* Fribourg, 1949. - ID., *Die Bewurzelungsverhältnisse der Pflanzen,* Fribourg, 1953. - WEBERLING F., *Typology of Inflorescences, J. Linn. Soc. (Bot.),* 59, 215-221, 1965. - ZIMMERMANN W., *Die Telomtheorie,* Stuttgart ,1965.



H. Chaumeton - Jacana

▲ *L'étude de la disposition relative des tissus dans un organisme végétal s'appelle l'***anatomie végétale***; pour effectuer cette étude, on utilise des coupes : ici une coupe transversale de tige de Ptéridophyte* **(Equisetum arvense).**

ANATOMIE VÉGÉTALE

Nous avons étudié précédemment la cellule, élément fondamental de tout être vivant (cytologie). Dans l'organisme des végétaux (comme des animaux) pluricellulaires, les cellules semblables et de même fonction se trouvent souvent regroupées en ensembles qui constituent les *tissus*. L'étude des tissus proprement dite est l'*histologie;* celle de leur disposition relative dans l'organisme est l'*anatomie*. Toutefois, souvent en botanique (contrairement à la zoologie), le terme d'anatomie est également synonyme d'histologie.

Les tissus se subdivisent en plusieurs groupes suivant leur fonction principale :

— tissus de croissance : les méristèmes;
— tissus de comblement : les parenchymes;
— tissus de conduction : le xylème, le phloème;
— tissus de soutien : le collenchyme, le sclérenchyme;
— tissus de recouvrement : l'épiderme et ses annexes;
— tissus sécréteurs.

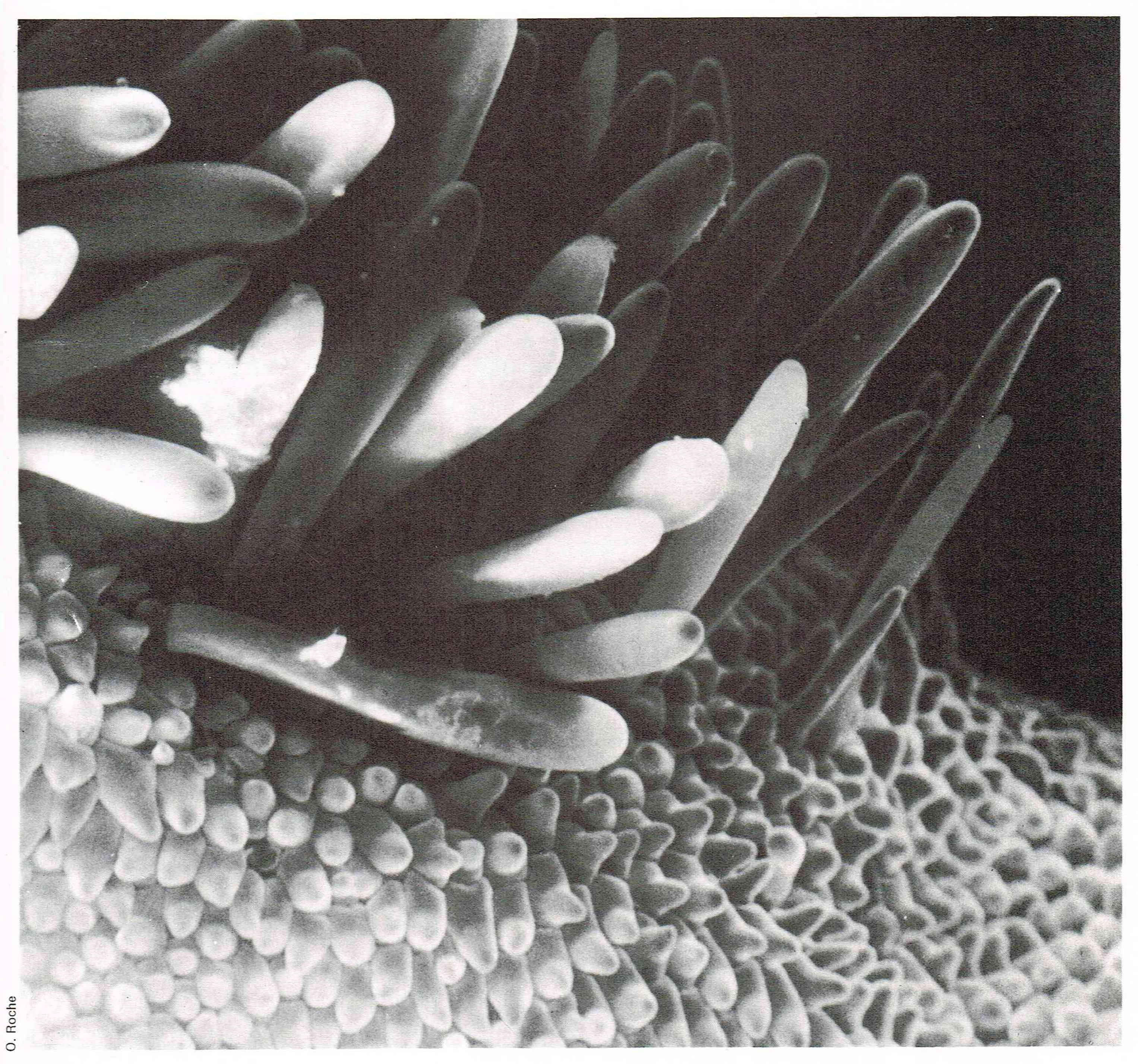
Le tissu primordial, déjà mis en place dans l'embryon, est le *méristème primaire,* qui est à l'origine de tous les autres tissus. Ses cellules, isodiamétriques, sont vivantes et en division active. En s'éloignant peu à peu des zones méristématiques, elles perdent la faculté de se diviser et subissent des modifications variables suivant les individus cellulaires, l'ensemble de ces modifications constituant la *différenciation cellulaire*.

Pour observer différents tissus, nous prendrons comme exemple la tige de bryone *(Bryonia dioica),* dans laquelle on effectue des coupes transversales et longitudinales.

Techniques de coupe. Pour effectuer l'étude anatomique des organes végétaux, il faut faire des coupes fines soit au microtome, soit plus simplement au rasoir à main, voire à la lame de rasoir, méthode simple souvent utilisée. On met 3 à 4 cm de l'échantillon à couper (frais ou conservé dans l'alcool) dans de la moelle de sureau préalablement fendue longitudinalement et légèrement évidée. Ensuite, on coupe transversalement en lames fines cette moelle contenant l'échantillon. Les rondelles de l'organe à étudier ainsi obtenues sont placées dans un petit panier métallique spécial — voire une capsule de plastique préalablement percée de trous — immergé dans l'eau contenue dans un verre de montre.

A ce stade, il est possible d'utiliser une méthode simple de double coloration au carmin vert d'iode. Il faut disposer de six verres de montre. Le 1er verre contient de l'hypochlorite de soude ou de l'eau de Javel, les 2e et 3e de l'eau, le 4e de l'acide acétique, le 5e du carmin vert d'iode et le 6e de l'eau. Après avoir effectué une vingtaine de coupes, on trempe le panier dans le 1er verre de montre (contenant l'hypochlorite) durant 20 mn afin de vider les cellules de leur contenu. Ensuite, pour éliminer l'hypochlorite, on met le panier et son contenu à rincer dans le 2e puis dans le 3e verre de montre, et ensuite à tremper dans le 4e durant 5 mn. L'acide acétique neutralise l'hypochlorite restant. Cette opération doit être effectuée avec soin, car l'hypochlorite détruirait le colorant. Enfin, on met le panier dans le colorant durant 3 mn, puis on le rince dans le 6e verre de montre afin de retirer l'excès de colorant.

Il ne reste plus qu'à monter les coupes entre lame et lamelle dans de l'eau pure ou glycérinée (ou dans la gomme au chloral si on désire conserver les préparations), en prenant soin de ne pas laisser les échantillons se dessécher. Si la coloration est bien faite, les éléments cellulosiques (parenchyme, collenchyme, tubes criblés) se colorent en rose et les éléments lignifiés (vaisseaux, sclérenchyme) en vert. Pour obtenir et traiter en grand nombre des coupes les plus fines possibles, il convient d'utiliser la technique dite d'inclusion dans la paraffine. Elle consiste à déshydrater par passage dans des alcools successifs à degré de plus en plus élevé (jusqu'à l'alcool absolu) puis dans du toluène (ou dans du xylol) l'organe à étudier, avant de le plonger dans un godet de paraffine fondue.


O. Roche

▲ *Les cellules épidermiques des pétales de nombreuses espèces s'allongent en* **papilles** *gonflées par une vacuole à anthocyane responsable de la couleur et de l'aspect velouté des pétales : parfois, elles sont très allongées et donnent naissance à de longs poils en massue.*

Après refroidissement, le bloc est coupé au microtome. Les coupes (d'une vingtaine de μ d'épaisseur) ainsi obtenues sont collées avec de l'albumine sur une lame, débarrassées de la paraffine par des bains de toluène, réhydratées par passage dans des bains successifs d'alcool à degré de moins en moins élevé, puis colorées et montées comme les coupes faites à la main. Les coupes peuvent également de nouveau être déshydratées pour être montées dans le baume du Canada ; cette dernière méthode assure une plus longue conservation des préparations anatomiques.

Étude histologique de la tige de bryone

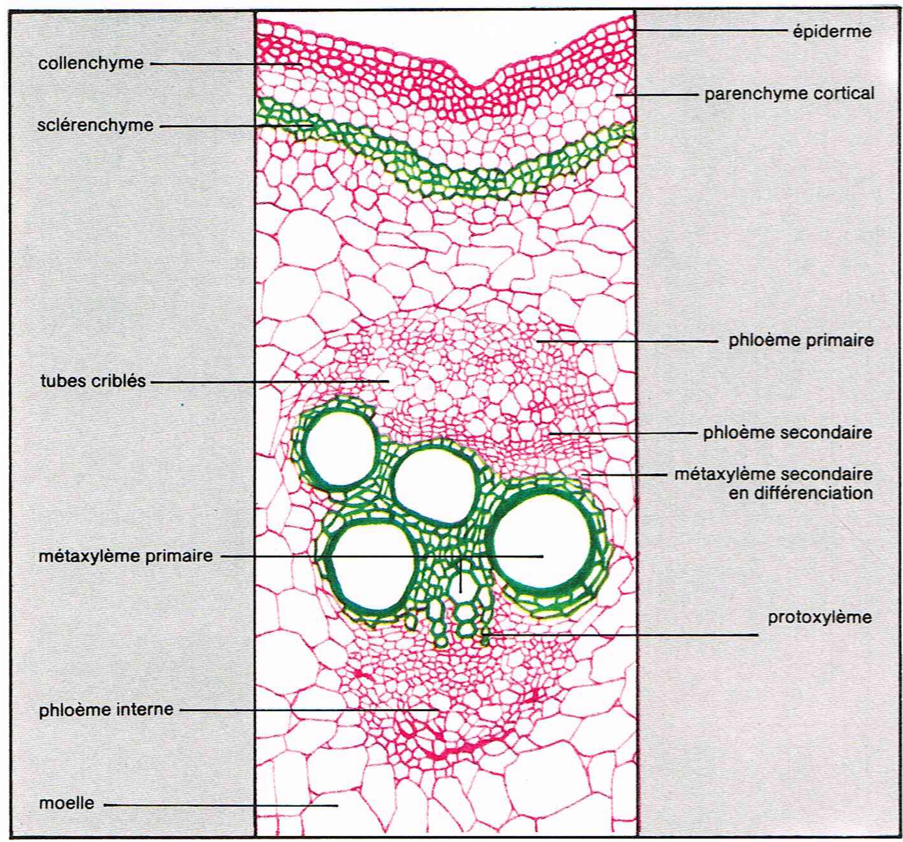
En coupe transversale, de l'extérieur vers l'intérieur, nous pouvons observer :

— Un *épiderme* rose (tissu de recouvrement), constitué de cellules isodiamétriques, vivantes, recouvertes extérieurement par une cuticule (enduit cireux protecteur imperméable). Cette assise est interrompue par quelques ouvertures : les *stomates*. L'épiderme porte ici des poils tecteurs. Chez d'autres espèces, on retrouve soit le même type de poils, soit des poils sécréteurs donnant à certaines plantes (thym, menthe) leur odeur caractéristique. Les cellules épidermiques des pétales de nombreuses espèces s'allongent en papilles gonflées par une vacuole à anthocyane ; celles-ci sont responsables de l'aspect velouté et de la couleur des pétales. Ces papilles, encore plus allongées, donnent parfois naissance à de longs poils en massue (par exemple, celles qui sont visibles à l'œil nu dans l'entrée de la gorge des fleurs de pensée).

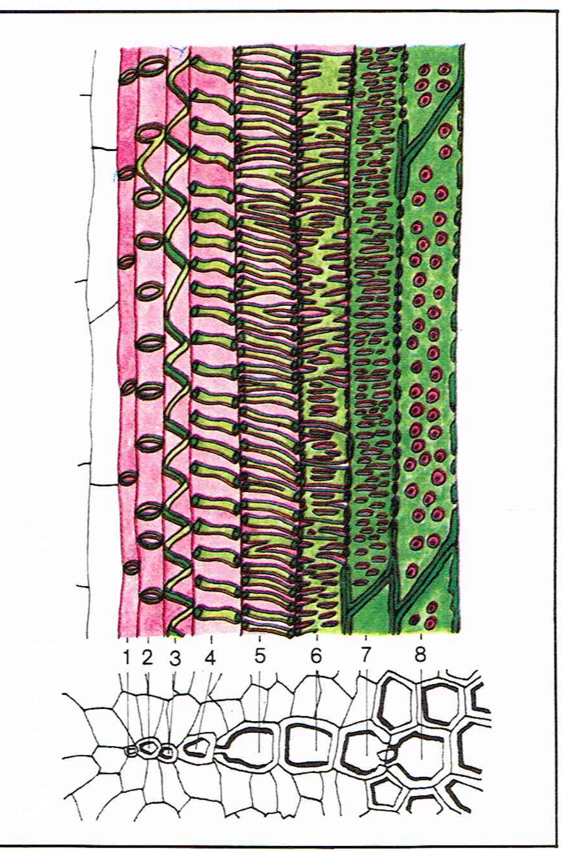
— Un *collenchyme* rose (tissu de soutien), dont les parois primaires, uniquement cellulosiques et fortement épaissies, ne laissent que de petites lumières cellulaires, donnant à l'ensemble l'aspect d'un morceau de gruyère. Les cellules, vivantes, fortement allongées, présentent des extrémités rectangulaires ou aiguës.

— Un *parenchyme* rose, à parois minces. Les cellules isodiamétriques laissent entre elles des méats.

— Un *sclérenchyme* vert, autre tissu de soutien, présentant des cellules à parois secondaires lignifiées et épaisses. Ces cellules sont souvent allongées et terminées



Richard Colin



Richard Colin

▲ *A gauche, représentation schématique d'une coupe* de tige de bryone *montrant le détail* d'un faisceau libéro-ligneux *ainsi que la disposition des différents tissus. A droite, coupe longitudinale (en haut)* de protoxylème *(1-4)* et de métaxylème *(5-8), et transversale (en bas) : 1-2, vaisseaux annelés; 3-4, spiralés; 5-6, rayés; 7, réticulé; 8, ponctué.*

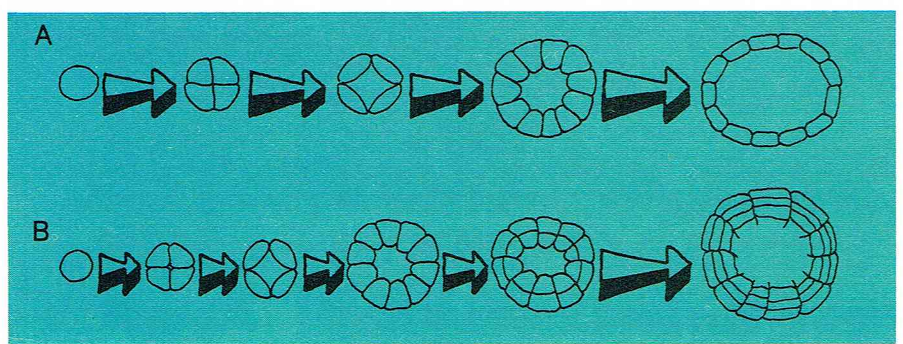
▼ *Représentation schématique de la formation d'une poche* schizogène *(A)* et *d'une poche* schizolysigène *(B); ces poches se forment à partir de méats*

en pointe, d'où le nom de fibre qu'on leur donne parfois. Lorsqu'elles sont plus courtes et de forme irrégulière, elles prennent le nom de sclérites, lesquelles sont souvent isolées dans d'autres tissus (camélia, par exemple). Il n'y a ni méats, ni lacunes dans ce tissu, pas plus que dans le suber, ou liège, formé de cellules mortes dont les parois minces sont imprégnées de subérine.

— Au centre, une masse importante de parenchyme dans laquelle se trouvent des faisceaux cribro-vasculaires constitués essentiellement de tissus conducteurs : le *phloème* (rose) et le *xylème* (vert). A noter, chez la bryone, la présence d'un massif de phloème interne surnuméraire. Nous verrons plus loin, en étudiant le sureau, que la majorité des faisceaux cribro-vasculaires caulinaires est constituée uniquement par un massif de phloème externe et un massif de xylème interne.

L'élément le plus marquant du phloème est la *cellule criblée,* allongée, encore vivante mais dépourvue de noyaux; ses parois transversales présentent des plages perforées, ou cribles. Plusieurs cellules criblées situées bout à bout constituent un *tube criblé.* Ce dernier est accompagné de cellules compagnes, vivantes, susceptibles de se transformer en cellules criblées. Le phloème comporte, de plus, des cellules parenchymateuses et parfois des fibres.

Les éléments les plus caractéristiques du xylème sont les *trachéides,* à parois transversales intactes, et les *vaisseaux,* à parois transversales plus ou moins perforées (voir les définitions complètes dans le bois).



Richard Colin

En coupe transversale, on remarque simplement des variations importantes dans le diamètre des *pores* (nom donné aux lumières des vaisseaux vues en coupe transversale) en rapport avec leur position dans le faisceau vasculaire. Les éléments les plus proches de la pointe sont les premiers formés et ont les diamètres les plus petits.

En coupe longitudinale, les éléments de vaisseaux sont allongés et leur ornementation change suivant la place qu'ils occupent dans le faisceau. Les éléments les premiers formés ont une paroi cellulosique mince à épaississements ligneux réduits à quelques anneaux (verts); ces vaisseaux sont dits *annelés.* Ensuite, vers l'intérieur du faisceau, on trouve des vaisseaux spiralés où la lignine s'est déposée suivant une spirale, le long de la paroi primaire de l'élément de vaisseau. Cette ornementation lâche permet aux éléments de vaisseaux de s'allonger avec la tige de bryone. Ces deux types de vaisseaux ont souvent conservé leurs parois transversales et sont appelés *vaisseaux imparfaits.* Ils peuvent être assimilés à des trachéides. Les éléments suivants possèdent une ornementation plus importante, soit en barres très épaisses *(vaisseaux rayés),* soit occupant pratiquement toute la surface du vaisseau, la lignine ne laissant que quelques plages cellulosiques visibles *(vaisseaux ponctués).* Ces vaisseaux sont les derniers formés et ont les plus gros calibres. Le xylème renferme aussi des cellules parenchymateuses et souvent des fibres.

De nombreuses espèces végétales possèdent des *tissus sécréteurs.* Généralement, ceux-ci sont constitués de cellules sécrétrices groupées autour d'un méat dans lequel elles déversent leurs sécrétions. Lorsque de nombreux méats se trouvent bout à bout, il se forme alors soit une poche, soit un canal. Les poches sécrétrices des oranges sont formées de plusieurs épaisseurs de cellules; les plus internes se désagrègent tandis que les plus jeunes (les plus externes) continuent à se diviser. Les *faux laticifères* sont des canaux sécréteurs semblables à ceux que nous avons décrits; ils peuvent s'anastomoser. Les vrais laticifères naissent d'une cellule initiale de l'embryon qui s'allonge indéfiniment tant que la plante croît. Son noyau se divise de nombreuses fois; le vrai laticifère est donc un plasmodesme, c'est-à-dire une cellule contenant plusieurs noyaux. Vrais et faux laticifères contiennent du latex, suspension de protides et de glucides auxquels s'ajoutent des alcaloïdes.

Étude de la racine jeune

Afin d'étudier les structures anatomiques des différentes parties d'un végétal, on peut, pour commencer, observer un organe à structure simple; par exemple, une racine de sceau de Salomon (*Polygonatum officinale*, Monocotylédone).

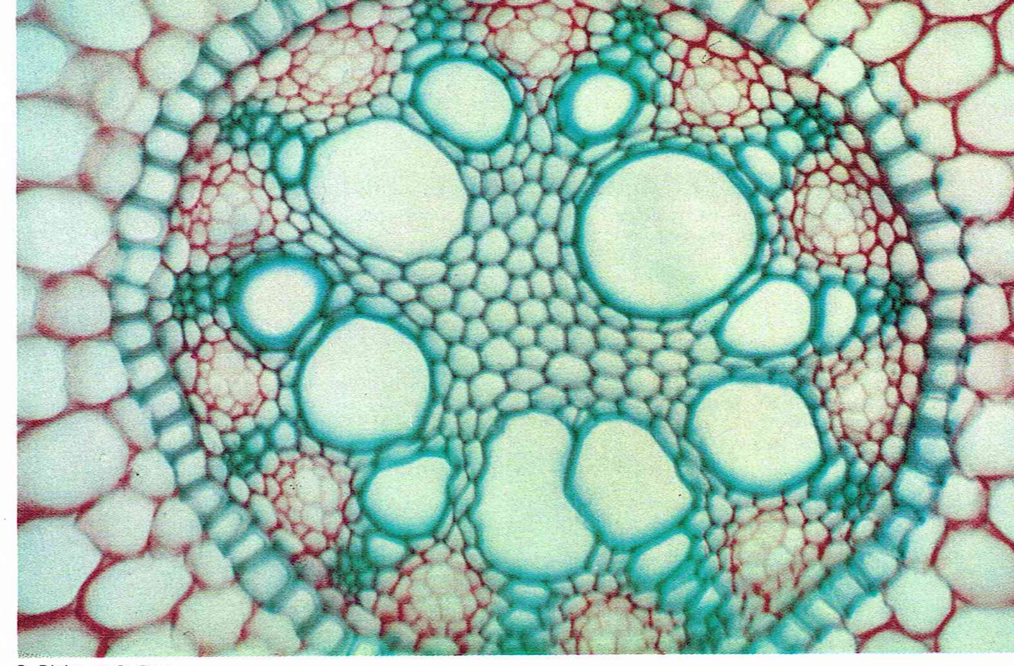
Au centre d'une coupe colorée au carmin vert d'iode, on voit une étoile verte de 5 à 7 branches, inscrite dans un cercle de cellules roses, ou *péricycle,* doublé extérieurement d'un second cercle de cellules à épaississements verts en « U » ouvert vers l'extérieur : l'*endoderme.* Il faut signaler que l'endoderme à épaississements en U ou en O est caractéristique des Monocotylédones. Ces deux assises séparent la racine en deux zones, l'une externe : l'*écorce,* l'autre interne : le *cylindre central.* Si la coupe est effectuée dans une racine suffisamment jeune, celle-ci apparaît limitée, à l'extérieur, par une assise pilifère constituée de poils absorbants, ou *rhizoderme.* Ensuite, vers l'intérieur, nous observons quelques assises de cellules subérifiées constituant la *zone subéroïde,* à laquelle font suite un *parenchyme cortical* externe puis interne, à cellules beaucoup plus grosses, et l'endoderme.

La première assise du cylindre central est le péricycle. Ensuite, on observe facilement l'étoile constituée de grosses cellules à grande lumière et à membranes épaisses vertes (donc ligneuses) : ce sont les vaisseaux qui conduisent la sève brute. Ils forment le *xylème* et sont disposés en 5 à 7 massifs dont les éléments les plus internes sont les plus gros. Il existe souvent un gros vaisseau central. Une observation attentive permet de distinguer, en alternance avec les faisceaux de xylème des amas de 4 à 6 cellules colorées plus fortement en rose que celles du parenchyme environnant : il s'agit de tubes criblés dont le rôle est de conduire la sève élaborée et qui constituent le *phloème.* Les premiers éléments des différents massifs de tubes criblés et de vaisseaux encore appelés respectivement *protophloème* et *protoxylème* se différencient à partir de cellules situées contre le péricycle. Ensuite, de proche en proche, des cellules suivantes, situées vers l'intérieur de la racine, se différencient en éléments conducteurs : le *métaphloème* et le *métaxylème.* Cette *différenciation* est dite *centripète.* Les massifs de phloème alternent avec ceux de xylème; dans ce cas, le *xylème* est *alterne centripète.* C'est cette structure des éléments conducteurs qui se retrouve dans la majorité des racines jeunes.

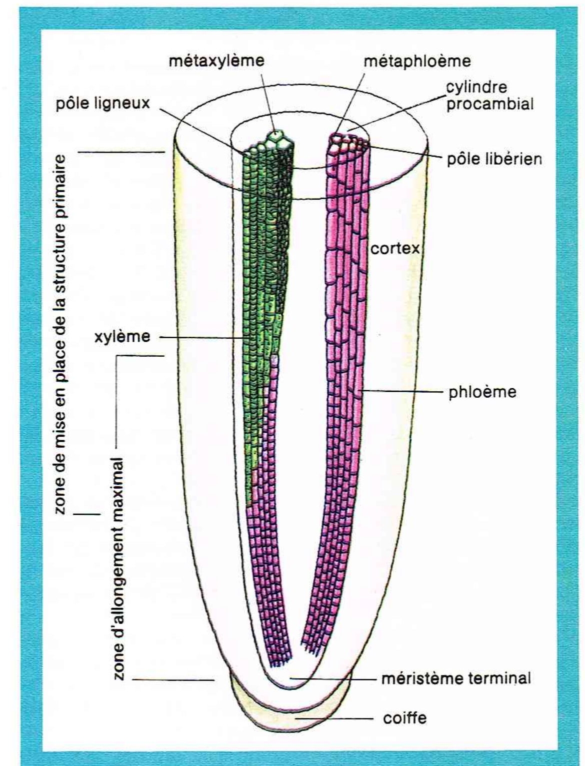
Coupe longitudinale des méristèmes terminaux. Les différents éléments conducteurs que nous avons rencontrés dans la racine ne se sont pas mis en place d'emblée; ils ont leur origine à partir de méristèmes terminaux.

Les *méristèmes terminaux* sont des zones à divisions cellulaires actives, situées aux extrémités des racines et des tiges, permettant leur croissance en longueur.

Certaines cellules méristématiques vont s'allonger suivant l'axe longitudinal de la plante pour constituer le *procambium,* à partir duquel se différencieront les éléments conducteurs. Le procambium apparaît très tôt chez l'embryon et subsiste durant toute la vie de la plante. Il occupe toute la partie centrale de la racine, alors que dans la tige, il forme un manchon délimitant dans sa partie intérieure une zone qui donnera la moelle. Il est situé pratiquement contre les méristèmes terminaux, vers la partie basale des organes. Dans le procambium prennent naissance des foyers de différenciation constituant les *pôles ligneux* et *libériens* (qui correspondent aux protophloèmes et protoxylèmes observés dans la racine du sceau de Salomon). Ces pôles sont situés sur la périphérie du procambium; on dit qu'ils sont *exarches.* Les éléments conducteurs suivants se différencient progressivement vers l'intérieur *(différenciation centripète).* Dans le cas de la tige (que nous verrons plus loin), les pôles ligneux se trouvent sur le bord interne du procambium; ils sont alors *endarches.* Les éléments vasculaires suivants (métaxylème) se différencient, contrairement au cas précédent, vers l'extérieur *(différenciation centrifuge).* Enfin, il existe un cas intermédiaire, dit *mésarche,* où les pôles sont à l'intérieur du procambium; la différenciation vasculaire se fait vers diverses directions. Dans la racine et la tige, les premiers éléments formés sont ceux du protophloème, qui est toujours exarche. A noter, enfin, que toutes les cellules procambiales ont la potentialité de se



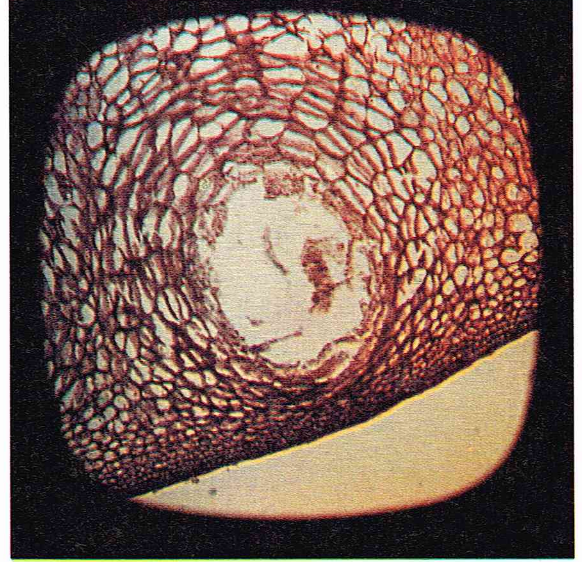
S. Blaise et C. Sastre



Richard Colin

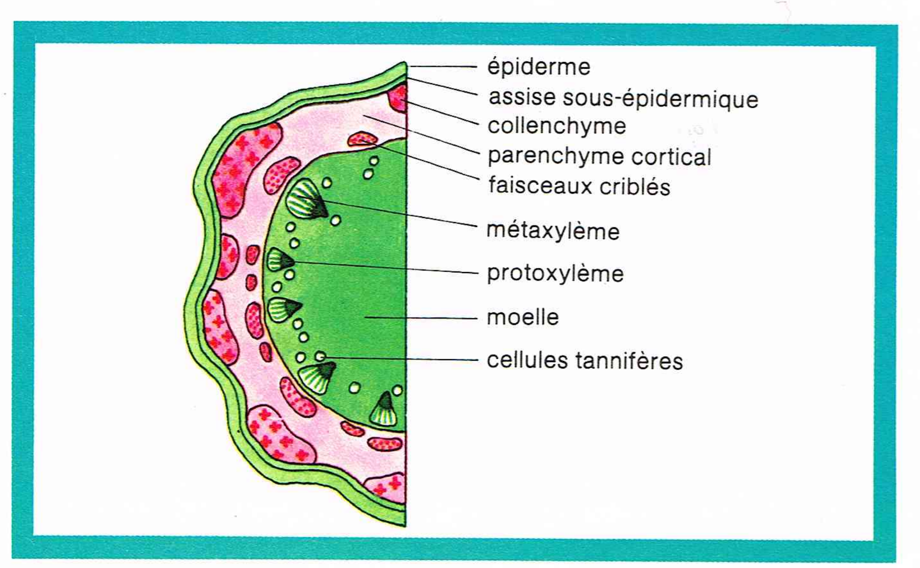
S. Blaise et C. Sastre

▲ *En haut, coupe transversale dans la* racine *d'iris; les* pôles ligneux *et* criblés *sont plus* nombreux *que chez le* Polygonatum. *En bas, coupe transversale dans* une racine *d'iris dans laquelle on observe la* naissance *d'une* radicelle *montrant* l'origine endogène *des racines secondaires (à noter le faible diamètre du cylindre central).*



R. Gorenflot

◀ *En haut, représentation schématique de la portion terminale d'une racine; on observe la mise en place des différents* éléments conducteurs. *En bas, poche sécrétrice de* Citrus *(Rutacée); elle est formée de plusieurs épaisseurs de cellules.*



Richard Colin

▲ ***Schéma d'une coupe transversale, de tige jeune de sureau.***

différencier en éléments conducteurs; cependant, certaines d'entre elles ne donneront naissance qu'à du parenchyme.

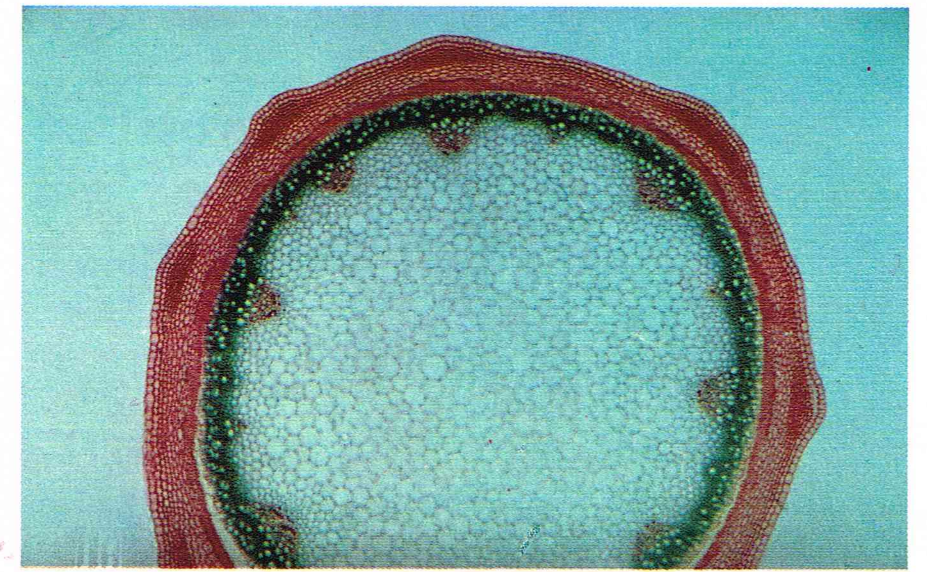
Ensuite, on effectue une coupe longitudinale d'une pointe de racine, en utilisant un végétal qui se bouture bien, par exemple, l'aucuba, arbuste décoratif de nos jardins. L'extrémité méristématique des racines est très fragile et, lors de l'arrachage d'un végétal, il est très difficile d'avoir des racines intactes; aussi est-il préférable de mettre des rameaux coupés dans de l'eau et d'attendre l'apparition de racines (un mois chez l'aucuba). Cependant, il est possible d'obtenir plus rapidement des racines en trempant l'extrémité inférieure d'un bulbe (oignon ou jacinthe) dans l'eau. Une autre solution consiste à effectuer des semis sur des boîtes de Pétri ou sur de l'ouate maintenue constamment humide, ce qui peut être fait facilement avec des graines de haricot, avec lesquelles on obtient en une semaine des jeunes racines suffisamment grandes pour être coupées et observées.

En coupe longitudinale, dans la zone subapicale d'une racine, on observe une région de petites cellules à parois très minces et faiblement colorées : c'est la *zone méristématique*. Elle donne naissance vers l'extérieur à la *coiffe,* qui est un organe de protection en continuel renouvellement par usure.

Au-dessus de l'apex radiculaire, se trouve une *zone d'élongation cellulaire* où les divisions ne se font pratiquement plus. C'est dans cette partie que se trouve le procambium, qui occupe l'emplacement du futur cylindre central.

Enfin, plus haut, il est possible de voir les premiers éléments vasculaires à ornementations vertes de lignine.

▼ ***Coupe de tige de sureau montrant l'*****assise subéro-phellodermique** ***qui a donné les tissus secondaires (cellules superposées) encadrés de tissus primaires : l'épiderme vers l'extérieur.***



S. Blaise

L'apex des tiges, ou apex caulinaire, se présente différemment. Il ne donne pas de coiffe. A partir du méristème caulinaire se forment des protubérances qui vont donner naissance aux feuilles. A la base de chaque ébauche foliaire *(primordium foliaire),* prend naissance un faisceau cambial qui se développe vers l'apex du primordium, en direction acropète. Celui-ci se raccorde vers la base, en direction basipète, avec l'ébauche du procambium d'une feuille inférieure. Il semblerait donc que les différents procambiums foliaires soient à l'origine du procambium caulinaire, lequel n'aurait pas d'existence propre. Cependant, certains auteurs contestent cette interprétation.

Étude de la tige jeune

Pour étudier la structure d'un organe plus complexe, on peut prendre comme exemple la tige très jeune du sureau de moins d'un an : *Sambucus nigra* (Dicotylédone). Dans cette tige, contrairement à la racine observée précédemment, il est difficile de faire une séparation nette entre écorce et cylindre central. La coupe présente une périphérie bosselée, dont chaque bosse est appelée *carène.*

De l'extérieur vers l'intérieur, on peut observer : un épiderme avec cuticule, une dizaine de massifs roses de collenchyme à parois cellulaires épaisses situés à chaque carène, puis, généralement dans leur prolongement, des massifs ovalo-triangulaires, roses vers l'extérieur et verts à l'intérieur : les *massifs cribro-vasculaires.* Ils sont constitués des mêmes éléments conducteurs que ceux que nous avons observés dans la racine, mais disposés différemment. Le phloème, ou liber (en rose), est situé vers l'extérieur; il lui est superposé le xylème, ou bois (triangles verts), qui est appelé *xylème superposé centrifuge* car les premiers vaisseaux se sont différenciés à la pointe du faisceau (protoxylème).

Parfois, il est possible d'observer entre le phloème et le xylème des cellules en division; il s'agit d'un méristème qui donne naissance vers l'extérieur à des éléments libériens et vers l'intérieur à des éléments du bois; ces éléments nouveaux viennent s'ajouter à ceux déjà existants. Ce méristème, appelé *zone génératrice libéro-ligneuse,* est un *méristème secondaire,* ou *cambium,* permettant l'accroissement en épaisseur de la tige. Il n'existe généralement pas chez les Monocotylédones, dont la tige s'accroît en épaisseur par adjonction vers l'extérieur de nouveaux faisceaux cribro-vasculaires issus des feuilles nouvelles. Cette zone génératrice donne naissance à du phloème et à du xylème secondaires, tandis que les éléments conducteurs du faisceau cribro-vasculaire qui ne se sont pas formés à partir de cette assise constituent le phloème et le xylème primaires. Alors que la disposition des éléments primaires est le plus souvent quinconciale, celle des éléments secondaires est en files superposées. Cela résulte du fonctionnement des cellules de l'assise génératrice, qui, par divisions successives, se cloisonnent surtout tangentiellement, donnant ainsi naissance à des files cellulaires.

Les faisceaux cribro-vasculaires sont inclus dans un ensemble rose de parenchyme, dont la partie centrale constitue la moelle qui contient des cellules jaunâtres à brunâtres : les *cellules tannifères.*

Passage vasculaire tige-racine. Nous avons vu que les éléments conducteurs primaires de la racine et de la tige sont disposés différemment. Le problème est donc de savoir comment se fait le raccord entre eux.

De nombreuses théories ont été proposées. Nous nous limiterons ici aux observations faites par G. Chauveaud sur l'axe hypocotylé du lupin blanc : *Lupinus albus* (Dicotylédone). Celui-ci possède une germination épigée, c'est-à-dire qu'il existe un petit axe entre, d'une part, le collet qui sépare tige et racine et, d'autre part, les cotylédons. Ce petit axe est dit *hypocotylé* par opposition à celui situé au-dessus des cotylédons, qui est appelé axe *épicotylé.*

En effectuant une série de coupes dans l'axe hypocotylé d'un jeune lupin en germination dont les cotylédons commencent à se séparer, il est possible de suivre l'évolution dans l'espace des éléments conducteurs.

Lorsqu'on observe une coupe située près de la racine (niveau 1), il est possible de séparer l'écorce et le cylindre central grâce à la présence d'un endoderme. Les cellules



S. Blaise

◀ *Coupe transversale dans la tige de sureau âgée d'un an; l'épiderme est encore en place.*

de ce dernier sont pourvues sur leurs parois radiales et transversales d'un cadre de nature subéreuse (verte), appelé *bande de Caspary*. Chez la majorité des Monocotylédones, s'ajoutent des épaississements secondaires intéressant soit toutes les parois (endoderme en O), soit les seules parois radiales et internes (endoderme en U, ou en fer à cheval, déjà observé dans la racine du sceau de Salomon). Le cylindre central a une forme ovale et, dans les deux parties les moins courbées, nous pouvons observer deux gros massifs roses de phloème alternant avec deux massifs verts de xylème centripète; nous avons donc une structure de racine.

Si l'on observe une coupe de la partie médiane de l'axe hypocotylé (niveau 2), il y a toujours deux massifs de phloème et deux massifs de xylème, mais ces derniers se présentent différemment. En plus des vaisseaux alternes centripètes, on note la présence de vaisseaux qui se sont différenciés tangentiellement par rapport aux massifs de phloème et qui donnent aux deux massifs de xylème l'aspect de Y ouverts vers l'intérieur. Ces *vaisseaux* sont dits *intermédiaires tangentiels;* leur position est en effet intermédiaire entre celles observées respectivement dans la racine et dans la tige.

Si l'on observe une coupe située près des cotylédons (niveau 3), il y a quatre massifs de phloème. Ils correspondent deux à deux à ceux observés aux niveaux inférieurs. Deux paires de massifs de xylème superposé centrifuge leur font face, intérieurement. Chaque élément d'une paire est relié à l'autre par quelques vaisseaux intermédiaires tangentiels, voire alternes centripètes; nous avons presque une structure de tige. L'appareil conducteur apparaît formé de deux unités, appelées *convergents;* chacune de ces unités est composée d'un double faisceau ligneux flanqué de deux plages libériennes. Chacun des convergents est en relation directe avec un cotylédon.

Ensuite, en effectuant des coupes dans un axe hypocotylé plus âgé (par exemple, lorsque les cotylédons sont bien ouverts), on peut suivre l'évolution des éléments conducteurs non seulement dans l'espace mais aussi dans le temps (schéma ci-contre au milieu).

— Au niveau 1, en plus du xylème alterne centripète, s'est différencié un xylème intermédiaire tangentiel.

— Au niveau 2, le xylème alterne centripète a disparu, laissant place à des lacunes de résorption, et des éléments récemment différenciés de xylème superposé centrifuge viennent s'ajouter au xylème intermédiaire tangentiel.

— Le niveau 3, quant à lui, ne possède que du xylème superposé centrifuge avec apparition d'un méristème secondaire libéro-ligneux entre les massifs de phloème et de xylème. A ce stade, nous avons donc une structure-tige tout à fait comparable à celle que nous avons observée dans un rameau jeune de sureau (équivalant à un axe épicotylé).

Nous voyons ainsi que les diverses dispositions du xylème (alterne, intermédiaire et superposé) ne sont pas des états premiers de structure mais correspondent à des aspects successifs d'un même plan structural en voie d'évolution. Le niveau 3 possède d'emblée une structure proche de celle de la tige, alors que le niveau 1 a, chez le jeune axe hypocotylé, une structure-racine. Durant le vieillissement de cet axe, le niveau 3 acquiert rapidement une structure-tige, tandis que le niveau 1 y arrive beaucoup plus lentement. Ce processus s'observe aussi d'une façon beaucoup moins développée dans la racine qui tend ainsi peu à peu à développer une structure-tige. Il faut remarquer que chez de nombreuses espèces, l'évolution vasculaire de la racine est bloquée à la phase alterne.

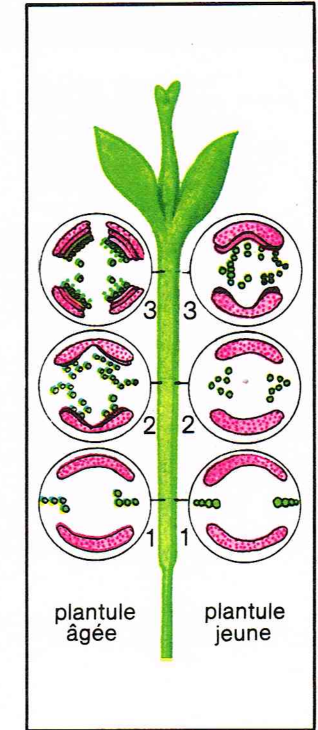
L'étude de l'appareil conducteur de l'axe hypocotylé montre l'unité organique du végétal, et les coupures en racine, tige et feuille paraissent parfois entachées d'arbitraire. Dans la tige, le xylème primaire apparaît tout de suite au stade superposé centrifuge; pour cette raison, on dit qu'il connaît une *évolution accélérée*.

Étude de la tige âgée de Dicotylédone

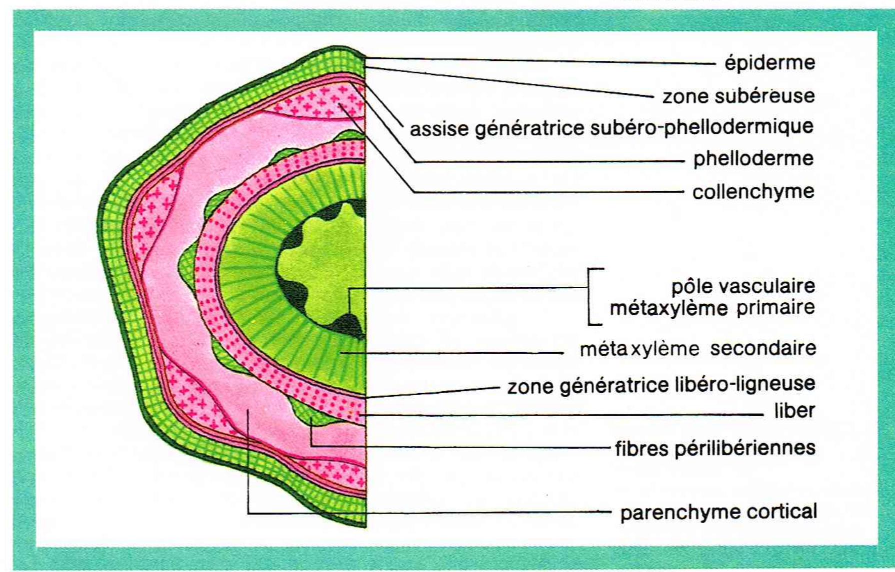
On peut suivre l'évolution dans le temps de l'axe épicotylé en effectuant, par exemple, des coupes dans un rameau de sureau âgé de plus d'un an.

Dans la tige jeune, on avait noté l'apparition de méristèmes secondaires dans chaque faisceau cribro-vasculaire; ces méristèmes, par différenciation de proche en proche du parenchyme, finissent par se rejoindre et former un anneau méristématique continu, séparant ainsi la tige en deux parties : l'écorce et le cylindre central au sens commun du terme. A signaler que ces deux parties ainsi définies n'ont pas tout à fait la même signification que dans la racine, où, comme nous l'avons vu, elles sont séparées par un endoderme et un péricycle incluant le phloème dans le cylindre central.

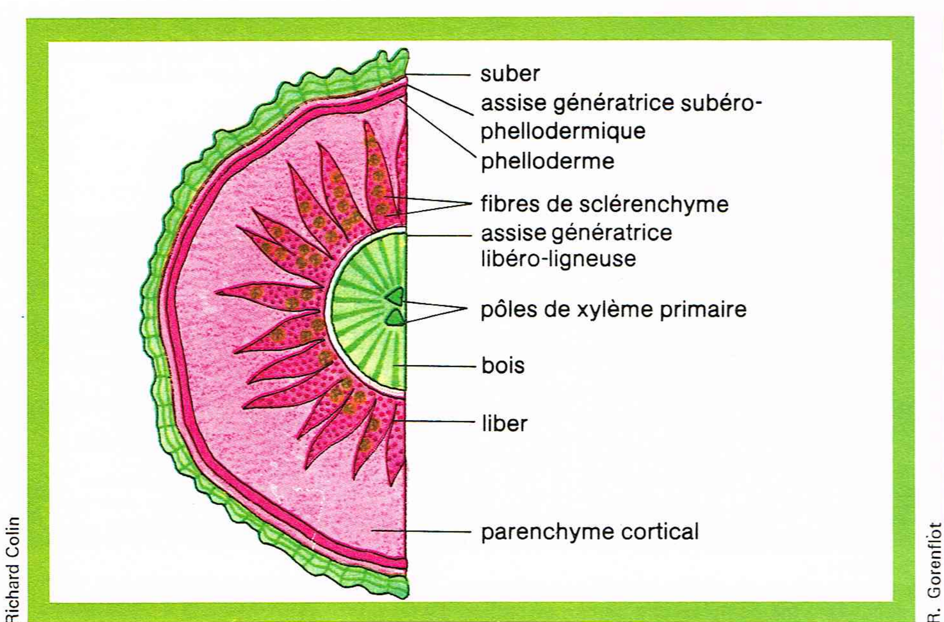
▼ *En haut, représentation schématique de l'évolution des éléments conducteurs dans des coupes d'axe hypocotylé; à gauche, plantule âgée. à droite, plantule jeune; En bas, représentation schématique d'une coupe transversale dans une tige âgée de sureau : l'ensemble épiderme, suber, phelloderme constitue le périderme ou écorce au sens anatomique du terme.*



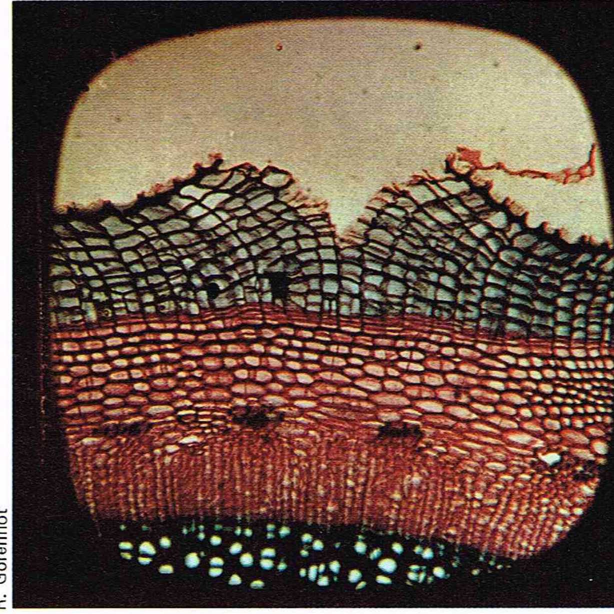
Richard Colin



Richard Colin



Richard Colin



R. Gorenflot

▲ *A gauche, représentation schématique détaillée d'une coupe transversale* **de racine de sureau (Sambucus nigra).** *On notera que, dans le cas de la racine, l'écorce est relativement plus importante que le cylindre central. A droite, coupe* **de lenticelle jeune** *de sureau ; constituée de cellules mortes, arrondies, à parois minces, appelées cellules comblantes, séparées par de larges méats, elle permet à l'air de circuler.*

▶ *Coupe dans une* **racine âgée de tilleul ;** *à noter dans le métaxylème secondaire les cernes correspondant aux différentes années ; c'est un exemple de bois* **hétéroxylé homogène.**

Dans la tige âgée de sureau, de l'extérieur vers l'intérieur nous observons : des lambeaux d'épiderme, un *suber,* ou *liège,* issu d'une assise génératrice *subéro-phellodermique* (ou assise péridermique, ou phellogène) qui donne en plus naissance, vers l'intérieur, à un parenchyme secondaire : le *phelloderme* (toutes ces cellules paraissent empilées les unes sur les autres en rangées bien distinctes). L'ensemble — épiderme, suber, phelloderme — constitue le *périderme,* ou écorce au sens anatomique du terme.

Dans le liège, il est possible d'observer des interruptions dues à la présence de *lenticelles* mises en place sous d'anciens stomates. Elles sont constituées de cellules mortes arrondies à parois minces, appelées *cellules comblantes,* laissant entre elles des méats permettant à l'air de circuler. Comme les cellules du liège, elles sont issues du méristème subéro-phellodermique. Chez d'autres espèces végétales, il existe un autre type de lenticelles. Chez le cerisier, par exemple, les cellules sont de deux types : les unes sont semblables aux cellules comblantes rencontrées chez le sureau, et les autres sont aplaties, subérisées, sans méats entre elles. Ces dernières forment les couches de fermeture qui se rompent pendant la phase active de végétation sous la poussée de cellules nouvelles plus profondes. Le chêne-liège à liège particulièrement développé produit d'une manière continue des cellules comblantes lâches. Celles-ci forment des petits cylindres plus sombres qui s'étendent jusqu'à la surface du liège. Sur les bouchons, ces cylindres constituent des petites stries facilement observables. Ces dernières, pour des raisons d'étanchéité, sont perpendiculaires à l'axe des bouchons.

Après le phelloderme, vers l'intérieur de la tige de sureau, on retrouve : les massifs de collenchyme déjà observés dans la tige jeune, du parenchyme, puis des petits massifs verts de fibres sclérifiées périlibériennes. Ces derniers se sont différenciés à partir d'un parenchyme de comblement qui s'est développé dans les lacunes formées à la suite de la résorption des éléments du protophloème. Ces massifs de fibres se situent contre ce qui reste des massifs de phloème primaire, lesquels sont en périphérie d'un anneau de phloème secondaire issu du fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse.

Ce méristème donne aussi naissance vers l'intérieur à un *anneau de xylème secondaire,* ou *bois,* constitué de différents éléments que nous traiterons plus loin. Dans ce bois, nous pouvons reconnaître des vaisseaux à large lumière (ou pores), des cellules parenchymateuses et des files cellulaires longitudinales, appelées *rayons.*

Au centre, la moelle, qui occupe une place importante, est constituée par du parenchyme. On peut y observer, accolés au xylème secondaire, des petits massifs de xylème primaire qui sont les restes des éléments primaires des faisceaux cribro-vasculaires observés dans la tige jeune.

Étude de la racine âgée de sureau

Si des coupes faites dans la racine jeune de sureau révèlent une organisation anatomique très différente de celle de la tige jeune (mais proche de celle de la racine de sceau de Salomon), il n'en est pas de même lorsque la comparaison se fait entre organes âgés. Le fonctionnement de l'assise génératrice libéro-ligneuse donne aussi bien dans la racine de Dicotylédone que dans la tige du phloème à différenciation centripète vers l'extérieur et du xylème à différenciation centrifuge vers l'intérieur. Lors de son apparition dans la racine, cette assise contourne les massifs de phloème primaire par l'intérieur et ceux de xylème primaire par l'extérieur. En coupe transversale, elle apparaît sinueuse au départ pour devenir ensuite circulaire dans une racine plus âgée.

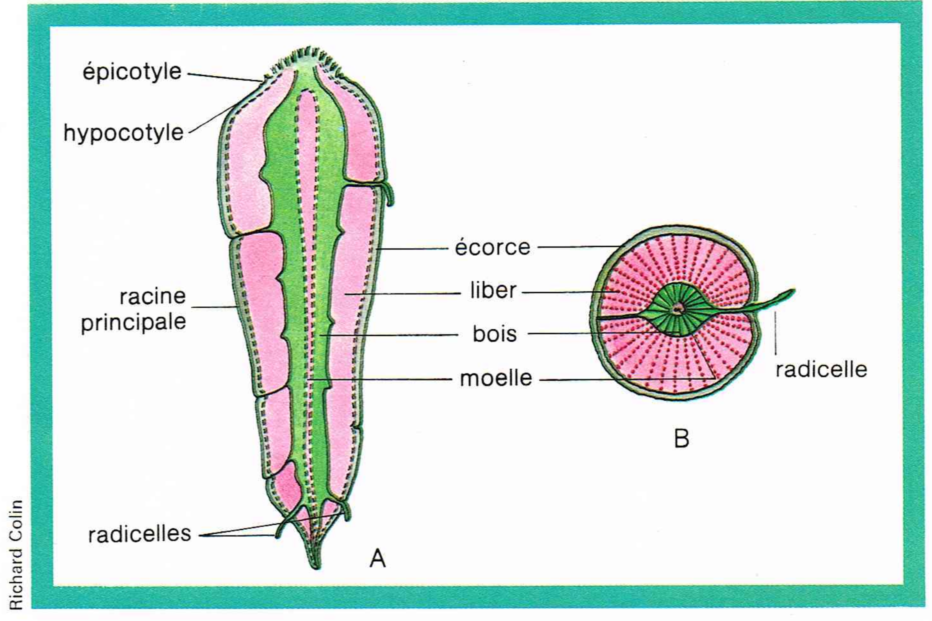
La présence de formations secondaires dans la tige et la racine des Dicotylédones et des Gymnospermes peut donner aux organes âgés un aspect semblable en coupe transversale. Cependant, la proportion entre écorce et cylindre central permet de distinguer une tige âgée d'une racine âgée. Dans cette dernière, l'écorce est relativement plus importante que le cylindre central, contrairement à ce que l'on a pu observer dans la tige de sureau.

S. Blaise

De l'extérieur vers l'intérieur d'une coupe transversale de racine de sureau, on observe : une assise de cellules brunes, l'assise subéroïde (il s'agissait d'une zone chez les Monocotylédones), un parenchyme cortical, un endoderme, une assise subéro-phellodermique et ses dérivés. Ensuite, nous trouvons le cylindre central, de faible diamètre par rapport à celui de la coupe et presque entièrement occupé par deux anneaux concentriques de phloème et de xylème secondaires. Le massif parenchymateux central est très réduit; on peut encore y observer des restes des faisceaux ligneux primaires.

Les radicelles prennent naissance au niveau du péricycle; elles ont une *origine endogène,* contrairement aux ramifications de la tige, d'origine exogène (zone corticale). Chez les Ptéridophytes, à la différence des Angiospermes et des Gymnospermes, les radicelles prennent naissance dans l'endoderme.

Les formations secondaires apparaissent d'abord dans la tige avant de gagner les parties basses de la plante; la différenciation est dite *basipète*. En termes plus simples, nous dirons que la racine est en retard sur la tige; un tel retard concerne non seulement les formations secondaires, mais aussi les formations primaires dont l'organisation structurale est phylogénétiquement moins évoluée dans la racine que dans la tige. Pour ce qui est des Angiospermes et des Gymnospermes, l'explication classique est que la structure alterne de la racine est moins évoluée que la structure superposée de la tige.



▲ ***Représentation schématique d'une racine de carotte, en coupe longitudinale (A) et transversale (B).***

Les racines tubérisées

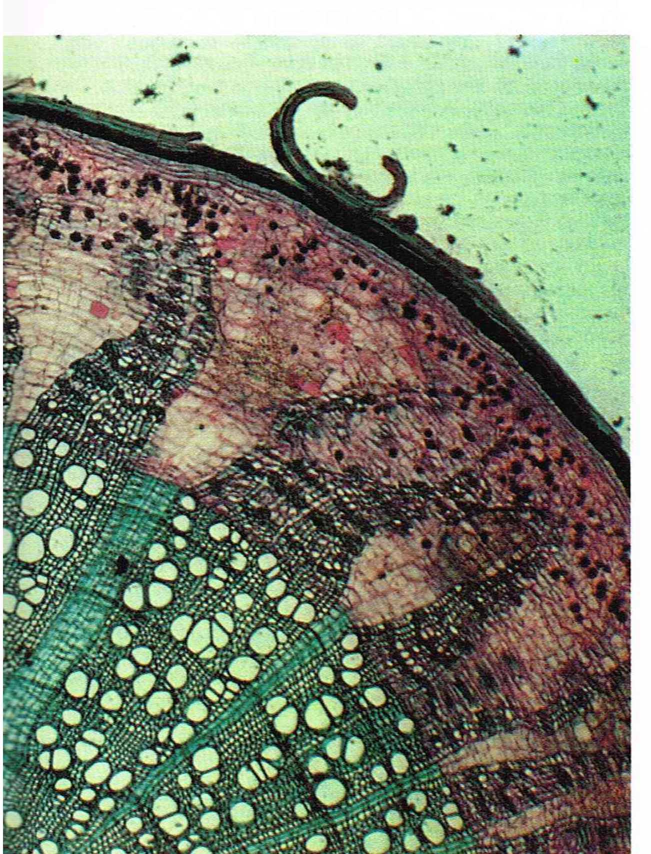
Parfois, dans les racines, les formations secondaires sont très développées, avec apparition d'assises génératrices libéro-ligneuses surnuméraires. Cela s'observe chez de nombreuses espèces de Dicotylédones à racines tubérisées. Chez la betterave, par exemple, les différents xylèmes secondaires possèdent de nombreuses cellules parenchymateuses contenant des réserves. Chez la carotte *(Daucus carota),* la tubérisation se fait d'une manière différente. Les coupes transversales effectuées dans une racine jeune montrent une structure radiculaire normale; les faisceaux ligneux alternent avec les massifs criblés.

A partir de cette structure, les cellules du péricycle se divisent pour constituer une zone péricyclique assez épaisse, dans laquelle commence à se différencier une zone génératrice péridermique. Le fonctionnement de cette dernière va faire tomber l'écorce, endoderme compris, et la remplacer par une zone péridermique subérisée superficielle d'origine secondaire. Vers l'intérieur, cette assise va donner un important parenchyme péridermique à cellules bourrées de chromoplastes, voire de grains d'amidon. La zone péridermique subérifiée constitue la peau, que l'on retire en grattant la carotte; le parenchyme péridermique ainsi que le phloème secondaire qui s'y trouve inclus constituent la partie la plus succulente de la carotte.

Le cœur est constitué par du xylème secondaire comprenant des vaisseaux faiblement lignifiés, entourés par des cellules parenchymateuses. La faible lignification du bois explique que le cœur de la carotte se consomme si facilement.

Le cambium présente une ligne de moindre résistance, au niveau de laquelle le manchon de phloème et le parenchyme péridermique se séparent parfois à la cuisson du cœur, plus orangé. De ce dernier partent des pointes plus claires : les *rayons rhizogènes,* qui pénètrent dans la chair périphérique; il s'agit des radicelles qui vont percer les formations péridermiques et apparaître en quatre rangées à la surface de la racine tubérisée.

Chez le radis, contrairement à la carotte, c'est le xylème secondaire qui forme la partie succulente de la racine. Chez d'autres plantes, les modalités de tubérisation sont plus complexes. Ainsi, le céleri-rave n'est pas, à proprement parler, une racine tubérisée; sa partie supérieure qui porte les feuilles hors de terre est de nature caulinaire, sa partie moyenne de nature hypocotylaire et sa partie inférieure d'où partent les racines secondaires, elles-mêmes tubérisées, de nature radiculaire.



Structure du tronc d'un arbre

Chez les Dicotylédones herbacées annuelles, l'appareil végétatif disparaît d'une année à l'autre. L'assise génératrice libéro-ligneuse et l'assise subéro-phellodermique (lorsqu'elle apparaît) n'auront fonctionné que très peu de temps : quelques mois au maximum.

Il n'en est pas de même chez les végétaux pérennants ligneux, dont l'appareil végétatif (à l'exclusion des feuilles) non seulement persiste, mais encore continue bien souvent à croître en épaisseur durant de nombreuses années grâce au fonctionnement de ces deux assises génératrices. Leurs cellules subissent de temps en temps des divisions latérales permettant aux méristèmes de s'adapter aux augmentations constantes de diamètre, dues à l'apparition de nouveaux tissus qu'ils produisent. Le nombre total de cellules d'une assise augmente donc au fur et à mesure que le végétal croît en épaisseur.

Dans la tige âgée de sureau, nous avons étudié l'évolution des tissus après un an de végétation; chez l'arbre adulte, nous allons à présent voir les conséquences du fonctionnement des deux assises génératrices pendant de nombreuses années consécutives.

Sur une coupe transversale d'un tronc d'arbre, deux parties fondamentales se distinguent : l'écorce et le bois.

Chez le chêne, arbre de régions tempérées, le bois forme des zones concentriques, ou *cernes,* coupées perpendiculairement par les rayons (voir la tige âgée de sureau). Le bois apparaît plus dur et plus foncé dans la région

▶ ***Lorsque les assises sont nombreuses, superficielles et discontinues, chacune fabrique un petit bout d'écorce donnant au rhytidome un aspect écailleux; chez le platane, ces écailles se desquament peu à peu.***



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

centrale : c'est le *bois de cœur,* ou *duramen* du bûcheron. La zone périphérique, plus tendre et plus pâle, constitue l'*aubier,* lui-même entouré par l'écorce.

Sur une rondelle de tronc d'arbre soumise à dessiccation, apparaît une fissure circulaire séparant l'écorce du bois proprement dit. Un examen cytologique démontre que cette fente se produit, comme chez la carotte, au niveau du cambium à cellules indifférenciées et en cours de division; en effet, ces cellules possèdent des parois minces et en conséquence fragiles.

L'écorce de l'arbre comporte non seulement l'écorce au sens anatomique du terme (ou périderme défini plus haut), mais aussi le parenchyme cortical et l'ensemble du phloème.

Un examen histologique comparé du cœur et de l'aubier montre que si le premier est exclusivement constitué de cellules mortes et vides, par contre les cellules parenchymateuses du second sont encore vivantes. Après leur mort, transformant ainsi une nouvelle tranche d'aubier en cœur, les tanins, les résines et les sels d'acides organiques vont s'y déposer, provoquant un durcissement et un changement de teinte.

Les cernes observables dans tout le bois correspondent aux alternances de saisons. Chaque cerne est composé, de l'intérieur vers l'extérieur, d'un *bois initial* de printemps, clair à gros vaisseaux et à fibres peu abondantes, et d'un *bois final* d'automne, plus sombre, pauvre en vaisseaux et riche en fibres. La limite entre deux cernes successifs correspond à une interruption du fonctionnement du cambium pendant l'hiver. Donc, théoriquement, pour connaître l'âge d'un arbre abattu, il suffit de compter les cernes. Dans les pays tropicaux à saisons sèches bien définies, la succession bois initial-bois final est provoquée par l'alternance entre les saisons sèches et les saisons humides. Dans les pays équatoriaux où la végétation est continue toute l'année, de nombreux bois ne possèdent pas de cernes.

Enfin, les nœuds enfouis dans le bois correspondent aux *traces raméales,* c'est-à-dire aux cordons vasculaires des ramifications secondaires.

Le rhytidome

Sur un arbre en place, seule l'écorce au sens vulgaire du terme est visible; l'aspect en est très variable mais caractéristique pour une essence donnée. L'écorce du hêtre ainsi que celle du charme sont très lisses; par contre, celles de l'orme et du chêne sont profondément craquelées, à crevasses verticales et horizontales délimitant d'épaisses écailles. En général, la vieille écorce s'exfolie peu à peu, chassée par une plus jeune, formée en profondeur; ce processus s'effectue de façon plus ou moins spectaculaire suivant les essences. Ainsi, l'écorce du bouleau et celle du merisier partent en lambeaux horizontaux, celle du platane par morceaux en jeu de patience, celles du poirier et du pommier par petits fragments. Une étude histologique permet d'interpréter les différents cas.

Il convient tout d'abord de donner quelques précisions concernant les différentes acceptions du mot *écorce* et les synonymies correspondantes. Les tissus situés à l'extérieur du phellogène et des couches de liège les plus profondes meurent rapidement, et sont isolés du reste du végétal par l'imperméabilité même du liège. Cet ensemble de tissus morts s'appelle le *rhytidome,* ou écorce au sens commun. L'écorce du botaniste inclut, en plus du rhytidome, tous les tissus d'origine péridermique. Enfin, l'écorce du bûcheron s'arrête, elle, à l'assise génératrice libéro-ligneuse, incluant en plus du périderme le parenchyme cortical avec d'éventuels faisceaux corticaux, et le phloème avec ses fibres libériennes dont la structure est semblable à celle qui a été vue chez le sureau.

Le premier rhytidome formé est plus ou moins épais suivant que l'assise subéro-phellodermique se forme plus ou moins profondément. Celle-ci apparaît au niveau de l'épiderme chez le laurier-rose *(Nerium oleander),* sous l'épiderme chez le sureau (comme nous l'avons vu précédemment) et chez le noisetier *(Corylus avellana),* dans le parenchyme cortical chez le robinier *(Robinia pseudoacacia),* ou plus profondément, à la limite du protophloème, chez le peuplier noir *(Populus nigra).*

L'assise peut soit fonctionner durant toute la vie de l'arbre, soit être remplacée par un nombre variable d'assises. Ces dernières apparaissent alors plus profondément, parfois jusque dans le phloème. Plusieurs assises peuvent fonctionner soit successivement, soit simultanément. Elles peuvent être continues et faire le tour du cylindre central ou être discontinues et présenter, en coupe transversale, l'aspect d'arcs à concavité tournée vers l'extérieur.

L'éventail varié des aspects morphologiques du rhytidome s'explique en partie par la complexité d'apparition et de fonctionnement des phellogènes. Chez le charme et le hêtre, l'assise génératrice, très superficielle, fonctionne toute la vie de l'arbre, lui donnant une écorce lisse et mince. Chez le tilleul et le sapin, la première assise formée finit par être supplantée par des assises surnuméraires, ce qui donne un aspect crevassé au rhytidome.

Lorsque les assises sont nombreuses, superficielles et discontinues, chacune fabrique un petit bout d'écorce donnant au rhytidome un aspect écailleux. Par exemple, chez l'orme, les « écailles » de plus en plus épaisses persistent toute la vie de l'arbre; par contre, chez le platane, elles se desquament peu à peu. Enfin, lorsque les assises sont nombreuses, mais continues et profondes, le rhytidome est dit *annulaire;* il est persistant mais se fendille sous la poussée des tissus sous-jacents. Les lenticelles disparaissent avec le rhytidome qui s'exfolie, et il en apparaît d'autres sur les nouvelles écorces.

Étude détaillée du bois

Après avoir décrit l'écorce sous ses aspects macroscopiques et microscopiques, nous allons faire le même type d'observations sur le bois proprement dit. L'observation que nous avons faite d'une coupe transversale de tronc suivie d'interprétations histologiques est tout à fait insuffisante, en raison de la complexité du bois. Il convient donc de la compléter par l'analyse macroscopique (aspect du bois sur planches, meubles, etc.) et microscopique de coupes anatomiques.

En plus des coupes transversales, il est nécessaire d'envisager deux types de coupes longitudinales : les unes passant exactement par l'axe de la branche ou du tronc à étudier, dites *longitudinales radiales,* les autres ne passant pas par l'axe, dites *longitudinales tangentielles.* Dans ce second cas, pour obtenir des renseignements différents, il convient d'effectuer les coupes le plus loin possible de l'axe.

L'étude histologique de ces coupes révèle l'existence de deux types d'initiales cambiales. Les unes, dites *initiales cambiales fusiformes,* sont plus ou moins comprimées dans le sens radial et allongées parallèlement à l'axe du rameau; elles sont à l'origine des éléments du système longitudinal ou vertical : vaisseaux, fibres, parenchyme ligneux. Les autres, beaucoup plus petites, et approximativement isodiamétriques, sont en coupe transversale, isolées ou groupées par paquets intercalés parmi les précédentes, et donnent les éléments du système radial ou horizontal : les rayons ligneux, encore appelés *parenchyme horizontal.* Les coupes transversales sont perpen-

diculaires aux éléments verticaux; les coupes longitudinales leur sont parallèles.

Décrivons tout d'abord le *système longitudinal* Pour transporter la sève dans le bois, il existe deux éléments fondamentaux : les trachéides et les vaisseaux.

Les **trachéides** sont uniquement ponctuées. Les *ponctuations* sont des lieux de passage de la sève située sur les faces latérales des éléments conducteurs. Au niveau de la perforation, la paroi perd sa partie lignifiée imperméable et seule reste la partie non lignifiée.

Les **vaisseaux** sont ponctués et perforés. Les *perforations* sont des ouvertures situées aux extrémités des éléments conducteurs permettant un passage longitudinal de la sève. A leur niveau, la paroi a complètement disparu et est remplacée par un trou.

Un bois qui ne possède que des trachéides est dit *homoxylé;* c'est le cas des Gymnospermes (le pin). Un bois possédant à la fois des trachéides et des vaisseaux est dit *hétéroxylé;* c'est le cas des Dicotylédones (le chêne). Par ailleurs, en coupe transversale, chez le chêne par exemple, le bois initial présente des pores énormes (300 à 500 μ de diamètre), placés sur deux à quatre rangs; il s'agit de vaisseaux à gros diamètre. Dans le bois final, les vaisseaux ont un tout petit diamètre (20 μ) et sont placés en rangées radiales. Un tel *bois est hétérogène :* chaque cerne présente une zone poreuse très marquée et une zone pratiquement sans pores. Par contre, un *bois homogène* présente des pores tous de même diamètre répartis dans tout le cerne (le sureau). Sur des planches de chêne, les gros vaisseaux coupés longitudinalement se présentent comme des rainures; les zones de rainures sombres alternent avec les zones lisses plus claires.

En plus des éléments conducteurs, le système longitudinal possède des **fibres**, éléments de soutien souvent très longs, terminés en biseau et sclérifiés. Parfois, les fibres ont pour origine des trachéides transformées; elles s'appellent alors *fibres-trachéides.* Leurs ponctuations sont *aréolées* avec des orifices lenticulaires ou en fente. Une seconde catégorie de fibres, les fibres *libriformes,* à ponctuations simples, sont considérées comme plus évoluées que les fibres-trachéides. Les fibres libriformes, très abondantes chez le chêne rouvre, forment la masse des tissus fibreux entre les plages des petits vaisseaux dans le bois final. Par contre, chez le chêne-liège, espèce à feuilles persistantes, ce sont les fibres-trachéides qui constituent l'essentiel du tissu fibreux.

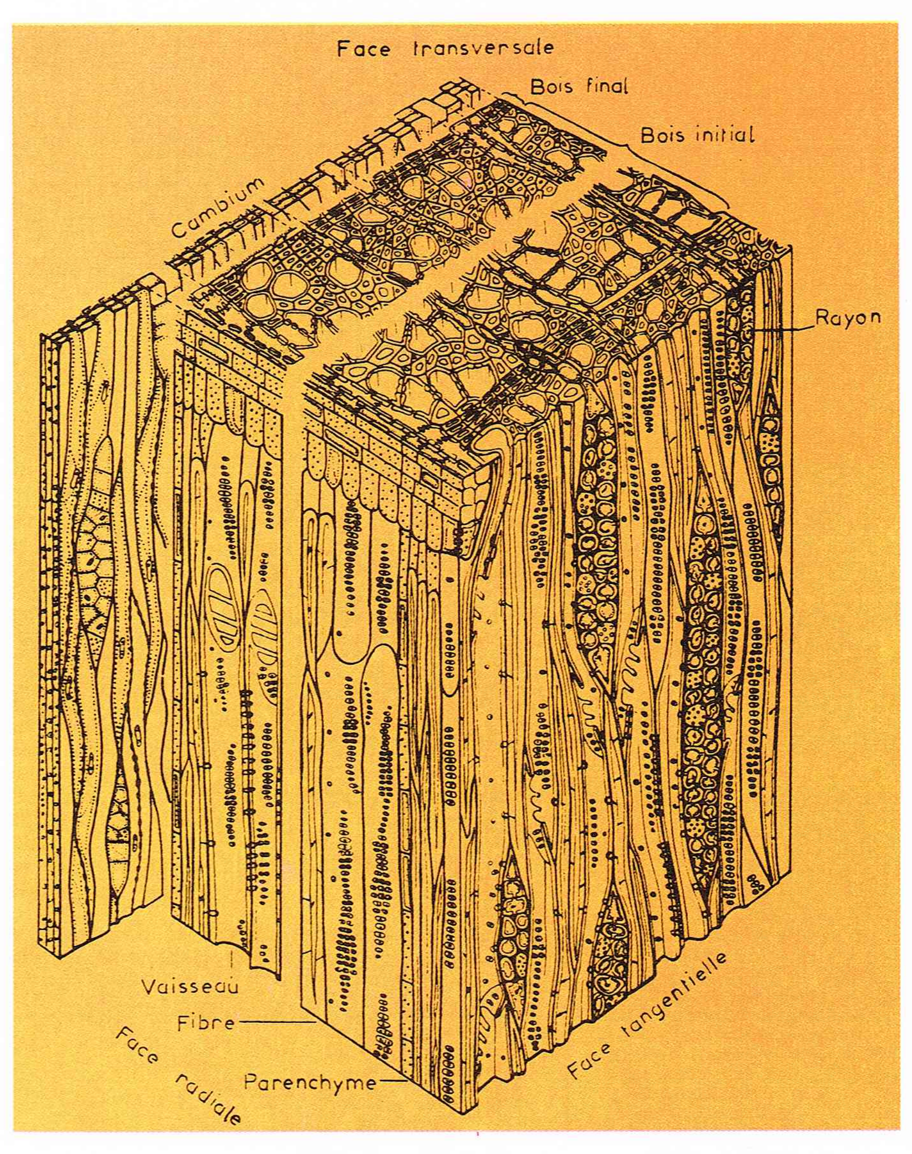
Enfin, toujours dans le système longitudinal, on trouve un **parenchyme vertical,** souvent en position circumvasculaire; il s'agit essentiellement d'un tissu de réserve.

Les **rayons** forment le *système radial.* En coupe longitudinale radiale, ils sont allongés horizontalement. Leur grand axe est perpendiculaire à celui des autres éléments. Les endroits où les rayons croisent les autres éléments du bois s'appellent les *champs de croisement.* Les parois de leurs cellules étant souvent lignifiées, les rayons constituent un important élément de soutien du bois, et, dans bien des cas, la solidité de ce dernier en dépend.

Chez le chêne, les *rayons* sont *homogènes,* c'est-à-dire que toutes les cellules qui les constituent sont plus ou moins allongées radialement : elles sont dites *couchées.* Par contre, le tilleul possède des *rayons hétérogènes :* en plus des cellules couchées, existent des cellules dressées généralement en position marginale.

Les rayons du chêne sont de deux types. Les uns, petits, unisériés (de 5 à 10 cellules de hauteur), apparaissent en coupe tangentiellement comme un empilement lenticulaire de petites cellules carrées. Ils ne sont bien entendu pas visibles à l'œil nu, sauf en coupe radiale, où ils apparaissent comme de très fines mouchetures. Les autres, plurisériés, très larges (20 cellules), peuvent atteindre 6 cm et forment des maillures caractéristiques, c'est-à-dire des plages très lisses et claires en forme de croissant fin sur les faces radiales. Ils sont très faciles à repérer sur un meuble en chêne. Les champs de croisement, qui sont toujours pourvus de ponctuations, ont une signification diagnostique particulièrement importante. Chez le chêne rouvre, les ponctuations rayon-vaisseau sont grandes et elliptiques, alors qu'elles sont circulaires chez le noyer.

Pour conclure cette étude, dont le bois de chêne rouvre a été un exemple de base, on peut résumer les caractéristiques d'identification de cette essence fournies par le Centre technique du bois.



▲ ***Un bois possédant à la fois des* trachéides *et des* vaisseaux *est dit* hétéroxylé*; c'est le cas des Dicotylédones (le chêne); ici, représentation schématique en perspective d'un cube de bois secondaire hétéroxylé.* (M. Guinochet, Notions de botanique générale - *1965 - Masson et Cie, Paris.*)**

Caractères macroscopiques :
— structure hétérogène : zone poreuse très marquée;
— cernes visibles à l'œil nu;
— vaisseaux de printemps visibles à l'œil nu, vaisseaux d'été visibles à la loupe;
— rayons plurisériés nettement visibles à l'œil nu (maillures).

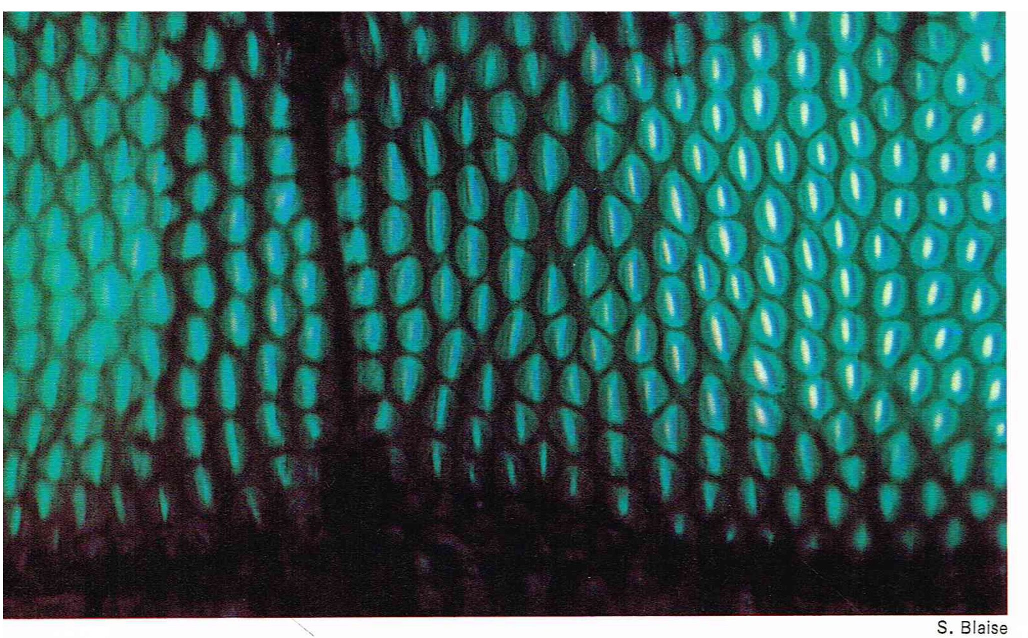
Caractères microscopiques :
— rayons homogènes uni- et plurisériés;
— fibres à parois très épaisses;
— parenchyme abondant.

Pour donner une idée des variations possibles chez les seules Dicotylédones, voici résumées les caractéristiques du bois de peuplier.

Caractères macroscopiques :
— structure homogène sans zone poreuse;
— cernes visibles à l'œil nu;
— vaisseaux, même les plus gros, invisibles à l'œil nu;
— rayons très fins, invisibles à l'œil nu.

Caractères microscopiques :
— rayons homogènes unisériés;
— parenchyme rare.

L'amplitude des variations est encore plus grande entre les Angiospermes et les Gymnospermes, chez lesquelles, rappelons-le, le bois est homoxylé, donc sans pores en coupe transversale. Les différents éléments ont approximativement le même diamètre. Le bois final se distingue du bois initial par une teinte plus foncée et une texture plus serrée. Les rayons sont en général unisériés et les ponctuations des champs de croisement présentent quatre types : les *pinoïdes* (pin), les *taxodioïdes* (if), les *cupressoïdes* (cyprès) et les *picéoïdes* (sapin). Toutes ces variations d'ordre systématique ont pour corollaire le



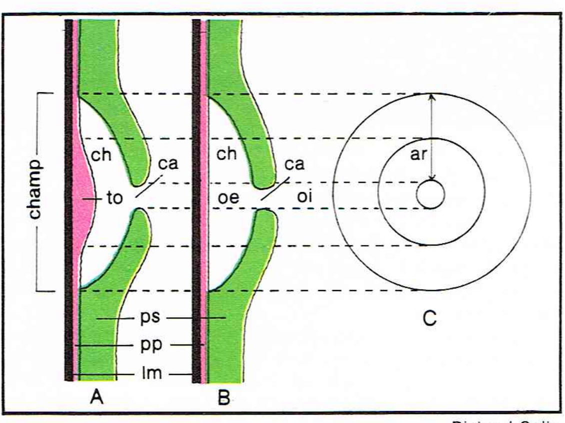
S. Blaise

▲ *Coupe longitudinale* **de vaisseau ponctué.**

fait que le bois fournit d'excellents critères de détermination aussi bien pour le botaniste que pour l'ébéniste.

Les variations portant sur la taille des rayons, le nombre des fibres, la taille des pores entraînent des variations dans les caractéristiques techniques des bois et partant dans les utilisations possibles des différentes essences considérées. Ainsi, tel arbre sera recherché pour la souplesse de son bois (cintrage), tel autre pour sa dureté, tel autre pour sa teinte, etc. Il existe des variations écologiques. Par exemple, un épicéa originaire du haut Jura ou de Savoie fournira un bois plus robuste, parce que de texture plus serrée, qu'un spécimen de la même espèce ayant poussé en plaine. Les cernes du premier sont plus étroits (1 à 3 mm), le bois initial lâche y est peu développé, tandis que celui de plaine présente des cernes deux à trois fois plus larges, dans lesquels le bois initial plus mou sera très développé. L'ébéniste appréciera donc le premier bois, car il présente des caractéristiques mécaniques meilleures.

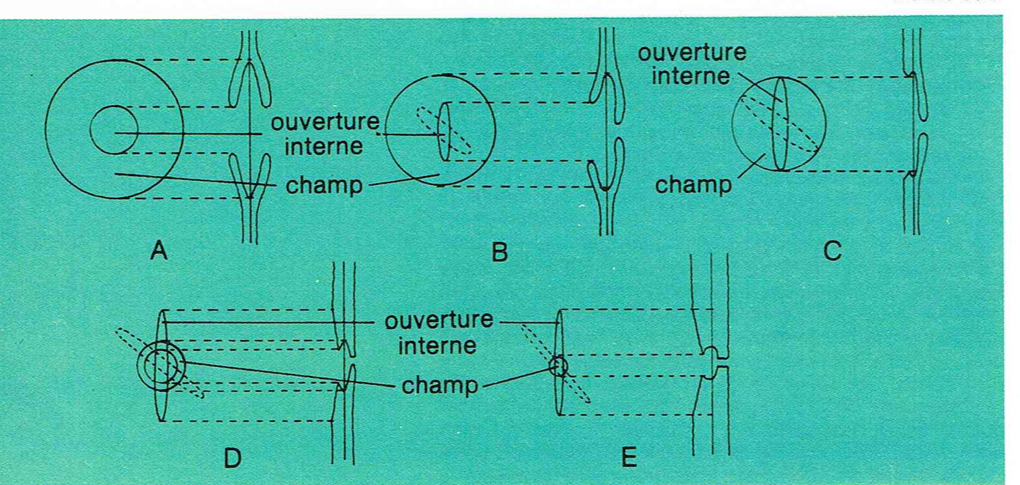
Les principales variations histologiques et anatomiques du bois permettent de tirer des conclusions phylogénétiques et donc systématiques.



Richard Colin

▶ *Représentation schématique d'une* **ponctuation aréolée** *: ar, aréole; ca, canal; ch, chambre; lm, lamelle moyenne; pp, paroi primaire de la membrane; ps, paroi secondaire de la membrane; oe, ouverture externe; oi, ouverture interne; to, torus; A et B, coupes longitudinales; C, vue de face.*

▼ *Représentation schématique de l'évolution* **des ponctuations aréolées** *: on observe la diminution du champ et l'étirement de l'ouverture interne.*



Richard Colin

— Comme premier exemple de cet intérêt, on peut citer les **ponctuations** des trachéides des Abiétinées (*Abies,* ou sapin) et des Araucarioïdés *(Araucaria)*.

Avant de traiter des ponctuations proprement dites, il faut faire un rappel sur la structure de la paroi, cadre rigide qui entoure la cellule végétale. A la fin de la mitose, des composés pectiques se déposent sur les substances protidiques initiales du fuseau achromatique. L'ensemble de ces éléments va constituer la *lamelle moyenne*. De part et d'autre de cette lamelle moyenne apparaissent très rapidement des dépôts pecto-cellulosiques, qui vont constituer la *paroi primaire* des deux cellules filles. Ensuite, dans de nombreuses cellules en cours de différenciation, se dépose vers l'intérieur une nouvelle couche, appelée *paroi secondaire,* constituée principalement d'éléments cellulosiques. Enfin, la paroi cellulaire peut subir des modifications chimiques totales ou partielles telles que la lignification, la subérisation, la minéralisation, etc. En certains endroits, la paroi secondaire présente des interruptions : ce sont les *ponctuations*.

Sur les trachéides des sapins et des araucarias, les ponctuations sont *aréolées*. Un décollement de la paroi secondaire forme voûte au-dessus du champ de la ponctuation, c'est-à-dire au-dessus de la surface qu'elle occupe. La partie située entre la paroi primaire et cette voûte s'appelle la *chambre,* et le trou de la paroi secondaire se nomme le *canal;* celui-ci fait communiquer la chambre avec la cellule. Vue de face, la voûte forme une bordure, ou *aréole* (d'où le nom de ce type de ponctuation). Dans le prolongement du canal, la paroi primaire montre une boursouflure : le *torus*.

Les contours externe et interne de l'aréole limitent, respectivement, le champ de la ponctuation et l'ouverture du canal, donnant (dans le cas le plus primitif, où les ouvertures sont circulaires) l'aspect de deux cercles concentriques. Au fur et à mesure que l'on considère des végétaux de plus en plus évolués, les ouvertures s'étirent et deviennent ellipsoïdales, pour donner finalement une fente en boutonnière. Chez le sapin et l'araucaria, elles sont circulaires.

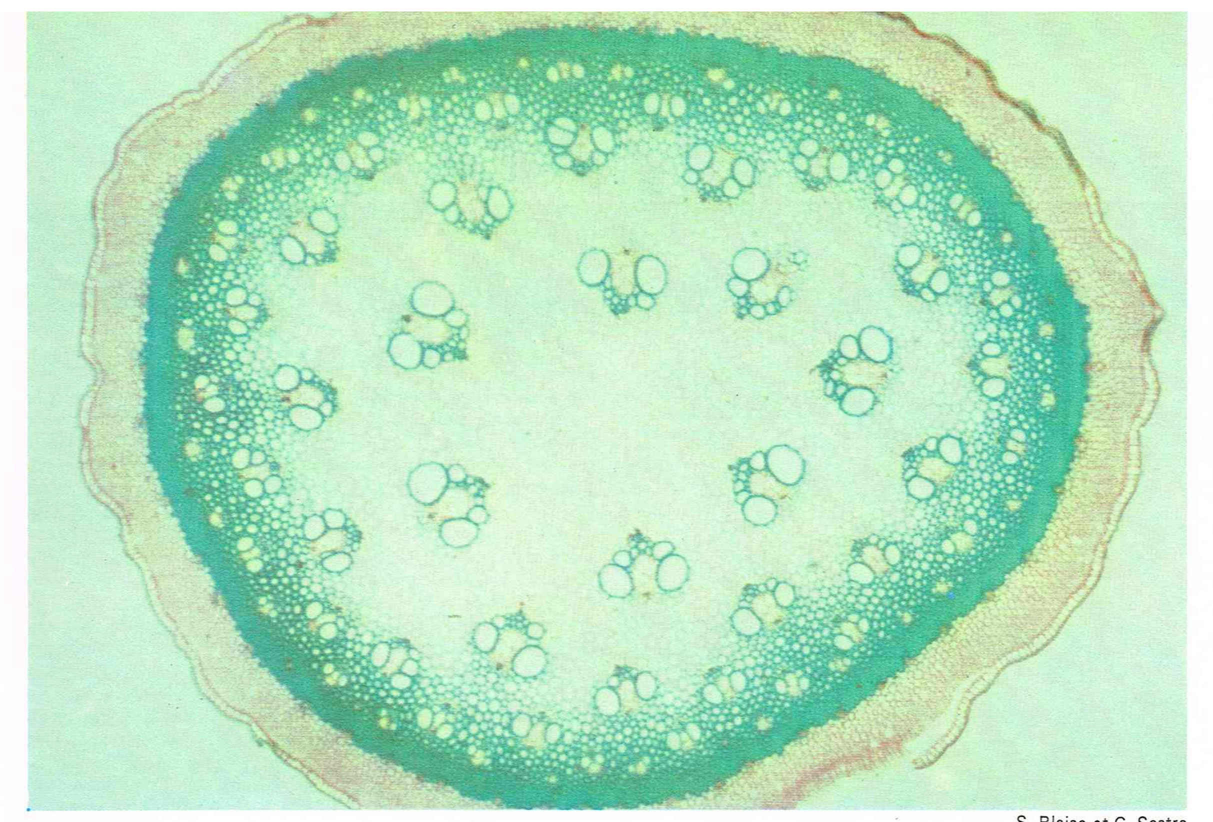
Sur les trachéides des Gymnospermes, les ponctuations sont généralement **plurisériées.** Elles se font face d'une série à l'autre chez les sapins (on les dit opposées), alors qu'elles sont alternées chez les araucarias. Actuellement, chacune de ces deux espèces présente un seul type d'ornementation des trachéides. Cependant, il n'en a pas toujours été ainsi; par exemple, le *Protocarpoxylon,* Gymnosperme fossile de l'ère secondaire, possède des trachéides à ponctuations soit alternées, soit opposées, et parfois mixtes. Ce caractère, entre autres, a conduit à admettre l'existence d'un groupe ancien : les Protopinacées, qui seraient l'ancêtre des Conifères actuels.

On le voit, dans le cas particulier des Gymnospermes, l'étude des ponctuations fournit des renseignements d'ordre systématique, évolutif et paléobotanique.

— Deuxième exemple : citons les éléments de vaisseau des Dicotylédones. Un vaisseau est formé de cellules mortes mises bout à bout et communiquant entre elles par les perforations; chacune de ces cellules est appelée **élément de vaisseau.**

Suivant les groupes considérés, ces éléments sont plus ou moins longs; parfois deux groupes systématiquement proches peuvent montrer des variations importantes. Ainsi, chez les Magnoliacées, les éléments de vaisseaux mesurent 800 à 1 000 μ, tandis que chez les Renonculacées, ils n'ont que 400 à 500 μ de longueur. On admet que les espèces à petits éléments de vaisseaux sont plus évoluées que celles à grands éléments; d'autre part, les Renonculacées sont des espèces herbacées ou lianescentes (clématite), donc considérées comme plus évoluées.

Il est aussi intéressant d'étudier la perforation. Elle peut être simple si la paroi a disparu totalement, ne laissant qu'un vestige annulaire, réticulée, si elle est formée d'une multitude de petits trous en ordre quelconque, scalariformes, si les petites ouvertures sont parallèles entre elles et perpendiculaires au grand axe de l'élément de vaisseau. Par exemple, il est souvent difficile de séparer les bois de bouleau et d'érable. Les éléments de vaisseau du bouleau possèdent des perforations scalariformes, alors que l'érable a des perforations simples. En règle générale, les espèces dont les vaisseaux présentent des perforations simples sont les plus évoluées; c'est le cas des Légumineuses.



S. Blaise et C. Sastre

◀ *Coupe transversale de tige de Monocotylédone : ici une tige d'asperge (Asparagus officinalis) ; sous l'écorce (en rose), on peut noter la présence de sclérenchyme (en vert foncé) et de nombreux faisceaux libéro-ligneux avec de gros vaisseaux de métaxylème en position périphérique.*

Les tiges de Monocotylédones

Il n'est pas possible de généraliser tout ce qui vient d'être dit sur la tige et le bois à l'ensemble des Angiospermes. Les Monocotylédones font exception : elles ne réalisent généralement que le développement et la différenciation des éléments vasculaires primaires. Comme nous l'avons vu à propos du sceau de Salomon, si la racine limite en général des différenciations vasculaires à la phase alterne et centripète, la tige par contre dépasse presque toujours la troisième phase superposée centrifuge et atteint une quatrième phase évolutive : la *phase périphérique* propre aux Monocotylédones.

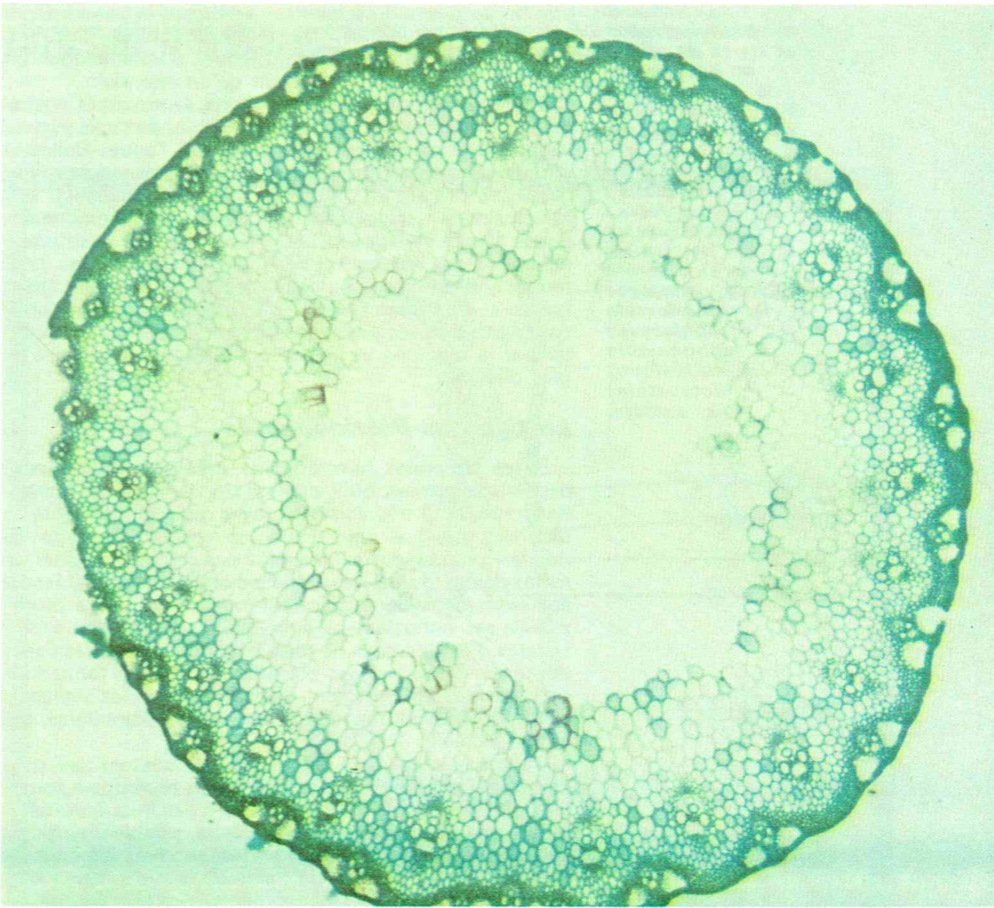
On peut observer cette phase sur la tige florifère du sceau de Salomon. D'une tige souterraine, ou rhizome, croissant parallèlement à la surface du sol, partent chaque année des pousses aériennes semblables à des pieds de muguet ; chaque pousse comporte une tige portant quelques feuilles pennées et se terminant par une hampe florale. Sur des coupes transversales de la tige florifère, colorées au carmin vert d'iode, un anneau vert clair, épais, marque approximativement la limite entre une écorce et un cylindre central (sans réelle signification anatomique) ; il s'agit d'une gaine de plusieurs assises de cellules à épaississements ligneux, englobant de minuscules faisceaux libéro-ligneux. Dans le « cylindre central », les autres faisceaux libéro-ligneux, nombreux, sont disposés en plusieurs cercles, les plus internes étant les plus jeunes. Chacun d'eux présente un massif circulaire de phloème entouré partiellement par le xylème, qui dessine un V ; le protoxylème occupe la pointe du V, dirigée vers l'intérieur ; les éléments du métaxylème, de plus en plus gros vers l'extérieur, en occupent les deux branches. Chaque faisceau est lui-même entouré d'une gaine de cellules sclérenchymateuses. Un parenchyme à peine cellulosique, limité par l'épiderme, constitue l'écorce.

Dans l'évolution du cylindre central, ou stèle, telle qu'elle sera décrite plus loin, la tige des Monocotylédones présente une structure finale dite *atactostélique*.

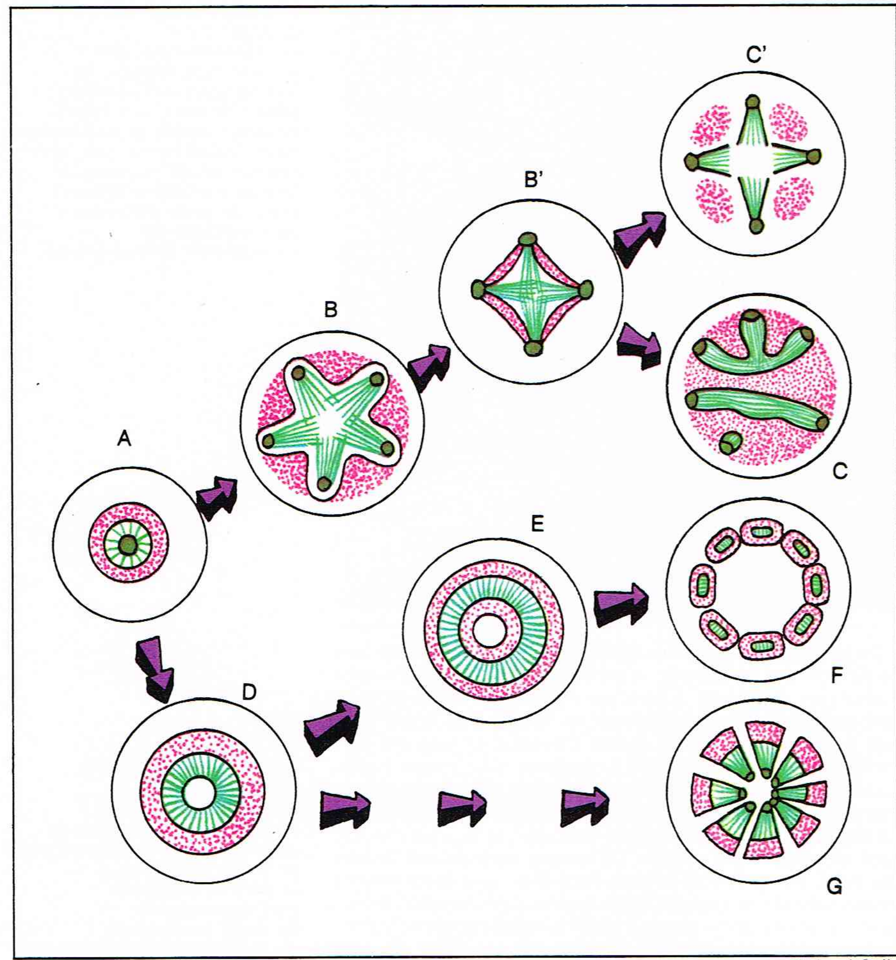
En principe, les Monocotylédones ne possèdent pas de formations secondaires ; il n'est cependant pas rare d'en observer chez de nombreuses Liliacées vivaces : yuccas, *Aloes*, dragonnier *(Dracaena)*, où l'accroissement en diamètre de la tige est assuré par le fonctionnement d'un cambium. Ce dernier n'apparaît pas, comme chez les Dicotylédones, entre le phloème et le xylème (cambium intrafasciculaire) mais à la périphérie de la zone des faisceaux libéro-ligneux. Il donne vers l'extérieur quelques rangées de petites cellules et vers l'intérieur un important parenchyme secondaire dans lequel se différencient des faisceaux cribro-vasculaires. Ce parenchyme se sclérifie souvent dans la tige âgée. A la périphérie de la tige se constitue un suber, lequel est issu non pas du fonctionnement d'un cambium mais du cloisonnement tangentiel des couches superficielles du parenchyme cortical.

Le *chaume*, ou tige des Graminées, s'il ne présente pas de formations originales, n'en est pas moins intéressant à analyser en raison même de l'existence de structures particulières ; celles-ci assurent la rigidité des tiges, parfois très hautes pour un faible diamètre et souvent terminées par un épi très lourd à maturité. Une coupe transversale faite dans un chaume au niveau d'un entre-nœud montre que la tige est réduite à un anneau périphérique de tissus entourant une lacune centrale : la tige est creuse, sauf au niveau des nœuds. La lacune centrale est limitée par deux zones concentriques de tissus : une zone interne verte sclérifiée, englobant deux cercles de faisceaux libéro-ligneux, et une zone externe rose de cellules parenchymateuses cellulosiques. Cette dernière est traversée par une

▼ *Coupe de chaume de Graminée (Monocotylédones) ; sur cette coupe réalisée au niveau d'un entre-nœud, on peut observer la lacune centrale très importante et deux couronnes de faisceaux libéro-ligneux.*



S. Blaise et C. Sastre



▲ *Schéma de la phylogenèse des types de stèle; en haut, série de l'actinostèle; au milieu, série de la dictyostèle; en bas, série de l'eustèle; A, protostèle; B et B', actinostèles; C, plectostèle; C', cas particulier de plectostèle (racine d'Angiosperme); D, siphonostèle ectophloïque; E, siphonostèle amphiphloïque; F, dictyostèle; G, eustèle.*

dizaine de piliers de sclérenchyme reliant la zone interne sclérifiée à l'épiderme. De telles structures illustrent, notamment, le principe suivant lequel, à volume égal, un cylindre creux est plus résistant qu'un axe plein.

En dehors de quelques exceptions, la structure anatomique fondamentale des Monocotylédones subit peu de variations d'un groupe systématique à l'autre. Celles-ci portent, d'une part, sur la disposition générale des faisceaux, se plaçant soit sur deux rangs (Graminées), soit sur plusieurs cercles (sceau de Salomon et nombreuses autres Monocotylédones), et, d'autre part, sur la structure même de ces faisceaux, dans lesquels le xylème peut former soit un massif compact accolé au phloème (petit houx), soit un massif en V (sceau de Salomon) ou en O (muguet). Dans ce dernier cas, le xylème entoure complètement le phloème et ne présente plus de vaisseaux de gros diamètre.

La tige des Ptéridophytes

Si les structures histologiques des Gymnospermes et des Angiospermes, qu'il s'agisse de Di- ou de Monocotylédones, sont très voisines, celles des Ptéridophytes en diffèrent quelque peu. Tous les représentants de ce dernier groupe sont caractérisés par un type original de métaxylème, formé essentiellement de trachéides à épaississements ligneux scalariformes, alors que le protoxylème est, normalement, constitué d'éléments annelés et spiralés. Par ailleurs, à de rares exceptions près, les Ptéridophytes actuelles ne présentent pas de formations secondaires, contrairement à leurs ancêtres, les sigillaires et les lépidodendrons, arbres des forêts carbonifères, qui en possédaient.

Un premier exemple d'organisation anatomique peut être fourni par les Filicinées, lesquelles regroupent toutes les Fougères. Les feuilles, ou frondes des Fougères, telles qu'elles se rencontrent dans nos bois, semblent sortir du sol; elles sont effectivement portées, comme les pousses de muguet ou de sceau de Salomon, par des tiges souterraines horizontales : les rhizomes.

Si l'on colore des coupes transversales effectuées dans un rhizome de polypode, *Polypodium vulgare,* Fougère très commune à feuilles découpées une seule fois, on observe, limité extérieurement par un épiderme, un parenchyme bourré d'amyloplastes, englobant des cordons vasculaires disposés sur une circonférence assez régulière. Ces cordons ressemblent beaucoup à des faisceaux libéro-ligneux, mais chacun d'entre eux est nettement délimité par un péricycle, un endoderme et une gaine très marquée de cellules sclérenchymateuses; chacun d'eux ressemble donc à un petit cylindre central. A l'intérieur de l'assise dédoublée du péricycle, on observe une bande diamétrale de xylème à gros vaisseaux centraux et à vaisseaux de petit calibre aux deux extrémités. Ces derniers indiquent l'existence de deux pôles de protoxylème et permettent de penser que deux faisceaux libéro-ligneux, ayant secondairement conflué, sont à l'origine de cet unique massif de xylème. De part et d'autre, c'est-à-dire en alternance avec les deux faisceaux ligneux composant le massif, se distinguent deux faisceaux de phloème séparés des vaisseaux du xylème par quelques rangées de parenchyme amylifère. Le système vasculaire de chaque cylindre central est à la phase alterne centripète. Deux de ces cylindres peuvent s'anastomoser; le péricycle et l'endoderme deviennent alors communs, mais les différents pôles ligneux et criblés restent distincts. Dans un même rhizome, il peut y avoir sept ou huit de ces petits « cylindres centraux », encore appelés méristèles.

L'organisation apparemment polystélique du rhizome des Fougères se rapproche de celle des Monocotylédones. En fait, le terme « polystèle », impliquant l'existence de plusieurs stèles dans un même organe : tige, rhizome, racine, etc., n'est plus retenu actuellement. La stèle représente l'ensemble du système conducteur primaire axial occupant tige et racine. Si, en coupe transversale, elle apparaît souvent morcelée en éléments distincts (méristèles), en coupe longitudinale, ces unités indépendantes se révèlent en fait reliées les unes aux autres à différents niveaux. D'ailleurs, en raison même de la fonction de conduction de l'appareil libéro-ligneux, ce dernier ne peut être que continu. Il faut donc toujours, après avoir observé le système conducteur en coupe transversale, l'envisager dans l'espace. C'est dans cette optique que l'on peut aborder son évolution à travers les végétaux vasculaires. De cette évolution nous n'avons vu jusqu'ici que les étapes finales : par exemple, l'*eustèle* des tiges de Dicotylédones, l'*atactostèle* des tiges de Monocotylédones, la *dictyostèle* des Filicinées, etc. Nous emprunterons des exemples illustrant les premières étapes de cette évolution aux différents groupes de Ptéridophytes actuels et fossiles.

Évolution de la stèle

La vraie stèle, la plus simple, est la **protostèle** : le xylème y forme l'axe plein, le phloème, un manchon périphérique; le xylème peut n'y présenter qu'un seul pôle central : la protostèle est alors *monarche endarche* (tel est le cas des *Rhynia,* Ptéridophytes fossiles parmi les plus anciennes plantes vasculaires connues; c'est encore le cas actuellement des toutes jeunes tiges de sélaginelles et de *Botrychium*). Le pôle de protoxylème peut être accolé au péricycle : la protostèle est alors *monarche exarche* (c'est le cas, entre autres, des racines et des rhizophores de certaines sélaginelles). Le xylème peut aussi y présenter deux pôles de protoxylème : la protostèle est alors *diarche* (c'est le cas de la racine de polypode où la stèle a la même structure que chaque méristèle du rhizome). Le xylème peut enfin y présenter de nombreux pôles adossés au péricycle : on a alors une protostèle *polyarche exarche* (tige des lépidodendrons).

Le cylindre de xylème arrive ainsi, peu à peu, à être sinueux sur ses bords, voire plus ou moins régulièrement lobé, les pôles de protoxylème se situant à l'extrémité de chacun de ces lobes. La masse ligneuse apparaît donc plus ou moins étoilée en section transversale, d'où le nom d'*actinostèle* donné à ce type de stèle. Le phloème forme des plages entre les lobes du xylème.

Dans la tige de *Lycopodium clavatum* par exemple, en coupe transversale, le xylème ne forme plus une étoile à branches multiples mais des rubans plongés dans le phloème; il s'agit alors d'une **plectostèle.** La structure primaire alterne de la racine des Gymnospermes et Angiospermes représente également une actinostèle fragmentée, ou plectostèle.

S. Blaise

▲ ***Coupe transversale de racine de Fougère (Ptéridophytes) montrant une structure simple de stèle comprenant deux pôles de protoxylème orientés vers le péricycle : il s'agit d'une protostèle diarche exarche.***

La **siphonostèle** dérive de la protostèle par apparition d'une moelle centrale, autour de laquelle xylème et phloème forment deux manchons successifs emboîtés. Elle est *ectophloïque* lorsqu'il n'y a qu'une couche externe de phloème, et *amphiphloïque* lorsqu'il y a deux couches de phloème, l'une extérieure, l'autre intérieure au xylème.

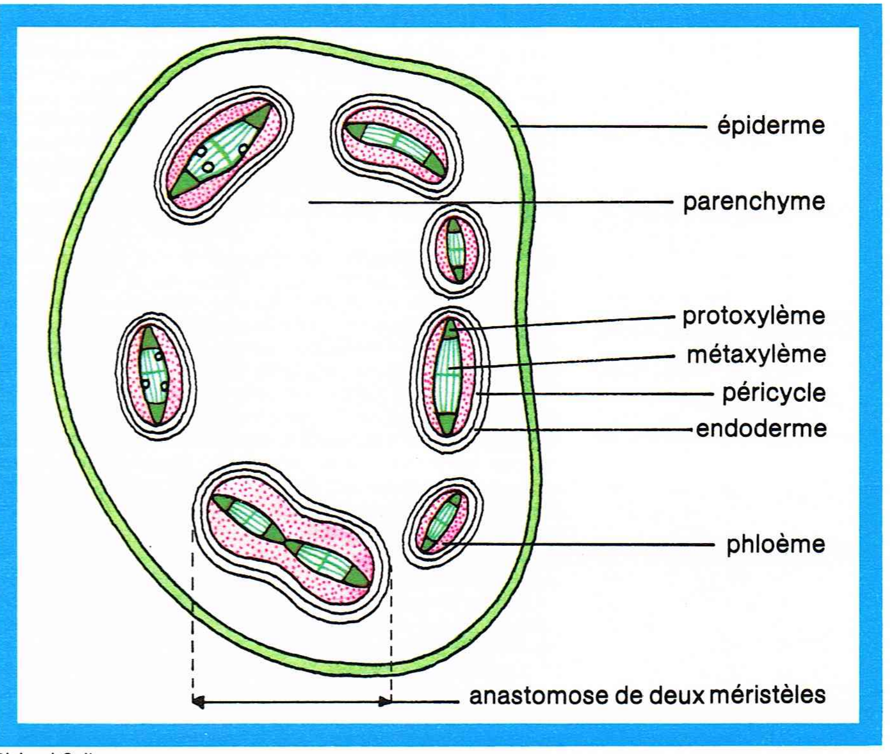
Dans les tiges siphonostéliques, le cylindre vasculaire peut être percé de trous, ou fenêtres, ou encore *brèches foliaires,* situées juste au-dessus de l'arrivée des cordons vasculaires des différentes feuilles (traces foliaires) ou des différents rameaux (traces raméales). Lorsque les feuilles sont petites et espacées, le cylindre vasculaire, bien que percé de trous, garde son intégrité; on parle alors de **solénostèle.** Dans ce cas, en coupe transversale, la stèle n'est interrompue qu'en un seul endroit (la tige de *Marsilea* offre un exemple de ce type).

Cependant, lorsque la structure du cylindre vasculaire devient réticulaire par augmentation du nombre et de la taille des brèches foliaires, on observe, en coupe transversale, non plus un anneau mais des fragments vasculaires de l'ancienne siphonostèle, appelés, par exemple, méristèles dans le rhizome de polypode. Une stèle présentant ces caractères est une **dictyostèle.** Lorsque la dictyostèle dérive d'une siphonostèle ectophloïque, il existe un seul péricycle externe, en général continu. Lorsqu'elle dérive d'une siphonostèle amphiphloïque, les péricycles externes et internes se rejoignent aux deux extrémités, et chaque méristèle est alors entourée d'un péricycle propre (méristèles du polypode).

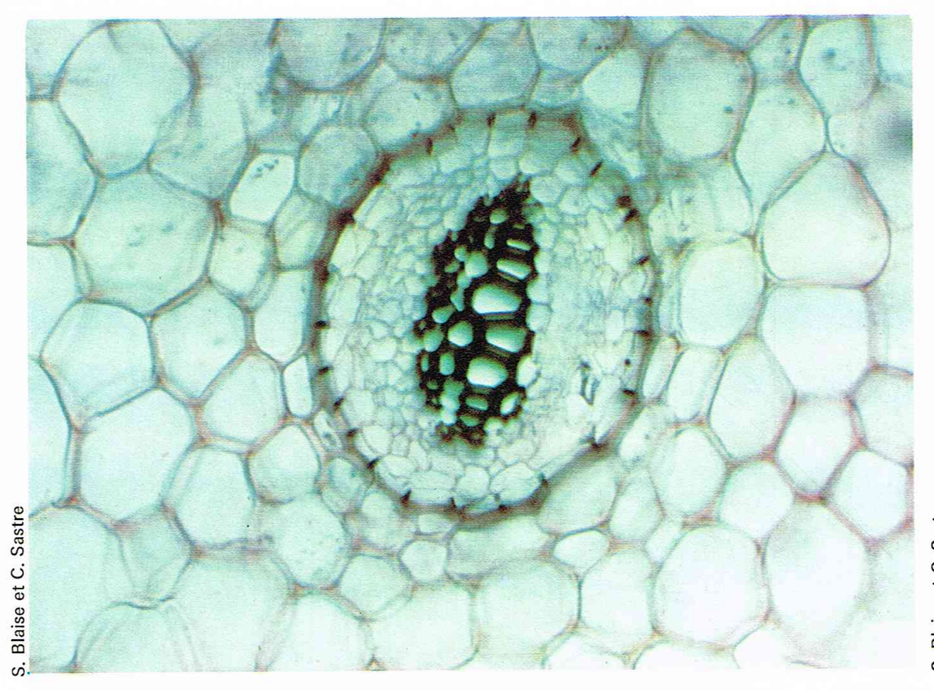
Au terme de cette évolution, les brèches foliaires sont si grandes que le cylindre de la siphonostèle a totalement disparu; seules subsistent les traces foliaires ou cordons vasculaires provenant des feuilles. Il s'agit cette fois d'une **eustèle** (cas de la structure primaire de la tige des Dicotylédones et de quelques Monocotylédones).

Ces traces foliaires courent dans la tige suivant des trajets plus ou moins longs (jusqu'à plusieurs entre-nœuds chez de nombreuses Dicotylédones) et plus ou moins compliqués. Parfois, les cordons s'anastomosent; parfois aussi, pendant le trajet, leur nombre augmente

▼ ***Représentation schématique de la structure méristélique du rhizome de polypode*** **(Polypodium vulgare — *Ptéridophytes*).**



Richard Colin



S. Blaise et C. Sastre



S. Blaise et C. Sastre

▲ ***A gauche, détail d'une méristèle de rhizome de polypode; au centre, on observe une bande diamétrale de vaisseaux de xylème avec, de part et d'autre, deux massifs de phloème. A droite, détail du faisceau axial d'hydroïdes d'une tige de polytric commun*** **(Polytrichum commune** — ***Bryophytes*****).**

par rapport à celui des traces foliaires de départ. Lorsque les traces foliaires suivent des trajets très particuliers, elles peuvent, en coupe transversale, apparaître sur plusieurs cercles successifs. On a alors une **atactostèle** (un exemple typique est celui de la tige florifère du sceau de Salomon).

En conclusion, à partir de la protostèle monarche endarche des *Rhynia,* se dégagent deux grands types de directions évolutives; l'une aboutit à la structure primaire de la racine des Angiospermes (actinostèle), l'autre à la structure primaire de la tige des Dicotylédones (eustèle) et des Monocotylédones (atactostèle). Au cours de cette évolution, les structures foliaires jouent un rôle de plus en plus important; jusqu'à éliminer la vascularisation primitive de la tige, laquelle, pour certains auteurs, n'aurait plus d'existence propre (théorie de la phyllorhize).

Théorie de la phyllorhize

Pour G. Chauveaud, l'unité de structure élémentaire serait une plantule, ou *phyllorhize,* formée d'une partie inférieure présentant l'aspect radiculaire, la *rhize,* et d'une partie supérieure présentant l'aspect foliaire, la *phylle,* dont la base est la *caule*. Les différentes phyllorhizes seraient reliées l'une à l'autre par leur caule; ces dernières, ainsi mises bout à bout, constitueraient la tige, qui n'aurait pas d'existence propre et, par conséquent, pas de vascularisation autonome. Entre autres arguments fondés sur des observations morphologiques et d'anatomie comparée et infirmant cette théorie, un seul fait, expérimental, sera retenu et décrit ici.

La tige adulte des Fougères présente habituellement une structure dictyostélique. Le point végétatif d'une d'entre elles, défeuillé, va continuer à s'allonger en donnant une tige à structure siphonostélique et même protostélique. Cette expérience met en évidence l'existence d'une vascularisation caulinaire propre, subsistant même en l'absence de feuilles; ces dernières modifient simplement la structure initiale de la tige.

Pour M. Guinochet, « l'unité morphologique fondamentale et primitive du corps végétatif des plantes vasculaires est l'axe caulinaire à structure protostélique monarche endarche ». Les différentes organisations anatomiques en dériveraient par creusement axial et fragmentation de la protostèle, et les organisations morphologiques par suppressions et concrescences graduelles. La phylogenèse de la feuille se serait effectuée par acquisition progressive de la symétrie bilatérale des rameaux latéraux de certains végétaux primitifs; ces mêmes ramifications ébaucheraient le limbe apparaissant secondairement.

Ces deux hypothèses contradictoires reposent en fait toutes deux sur la notion fondamentale de l'unité anatomique du végétal. Elles en diffèrent par le choix de l'élément primordial, qui est soit la phyllorhize, soit la tige.

La tige des Bryophytes

Les Ptéridophytes, qui présentent une vascularisation poussée, sont encore appelées Cryptogames vasculaires, par opposition aux autres Cryptogames, chez lesquelles ces éléments ne sont en général pas bien caractérisés. Cependant, d'après des études récentes, certaines de ces Cryptogames dites cellulaires, appartenant au groupe le plus évolué (Bryophytes), possèdent elles aussi une organisation vasculaire relativement complexe.

On peut prendre l'exemple des rameaux dressés du polytric commun *(Polytrichum commune),* Mousse à aspect de petit sapin, abondante dans nos sous-bois. Si l'on effectue des coupes transversales, qu'on monte directement dans l'eau entre lame et lamelle (il n'est pas nécessaire de colorer), on observe, du centre vers la périphérie de la coupe :

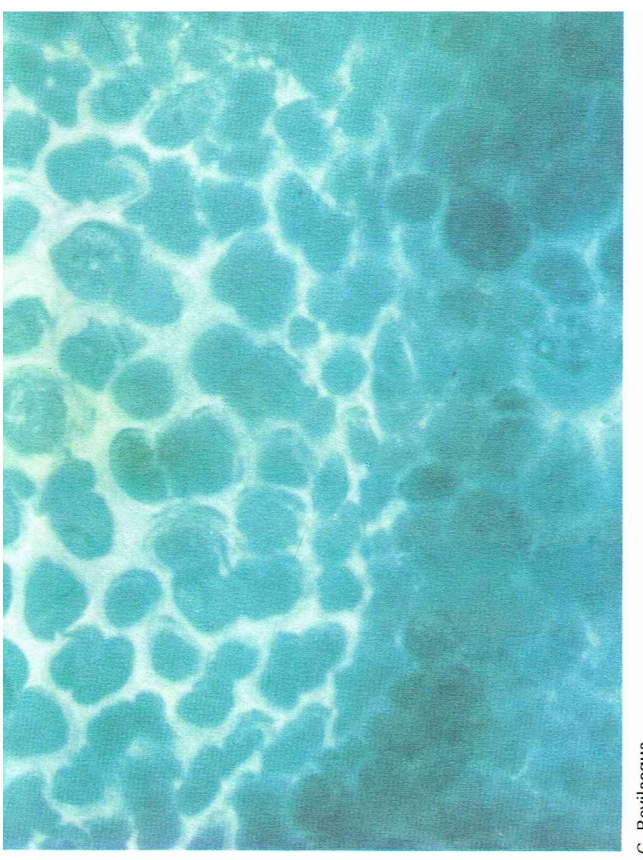
— Une masse claire de cellules à contours irréguliers : ce sont les *hydroïdes*. Elles sont l'homologue des trachéides des Fougères et jouent le même rôle; elles s'en différencient principalement par leurs membranes sans épaississements lignifiés. Elles constituent un tissu appelé l'*hadrome*.

— Autour de cette zone centrale, des cellules plus sombres, à parois plus minces, forment le *leptome,* qui est l'équivalent du phloème des végétaux vasculaires. Comme ce dernier, le leptome possède des éléments conducteurs, les *leptoïdes,* à structure semblable à celle des tubes criblés et entourés, comme eux, par des cellules parenchymateuses. Hébant a particulièrement étudié les éléments vasculaires des Mousses. Il pense que le terme de phloème pourrait être utilisé pour désigner le leptome.

— Enfin, en périphérie, une écorce interne à larges cellules puis une écorce externe dont les cellules à membranes épaissies jouent un rôle de soutien. Dans la zone corticale, il est souvent possible d'observer des traces foliaires.

La disposition des éléments vasculaires peut évoquer une protostèle, et certains auteurs soulignent la ressemblance particulièrement frappante entre la structure de la tige feuillée de *Funaria hygrometrica* (Mousse courante sur les murs) et *Rhynia gwynne-vaughani* (Ptéridophyte primitive fossile de l'ère primaire). Dans la soie de *Meesea longiseta,* l'ensemble des tissus conducteurs centraux est entouré par deux couches cellulaires à membrane épaissie. Chadefaud n'hésite pas à parler d'endoderme et de péricycle (ce dernier limitant ainsi un cylindre central).

Si certaines Mousses possèdent des éléments conducteurs bien développés, d'autres par contre n'en ont pas. Or les premières possèdent de nombreux caractères morphologiques primitifs. C'est pourquoi beaucoup d'auteurs pensent que, dans l'évolution des Mousses, on





C. Bevilacqua

▲ *Poils étoilés munis d'un pédicelle recouvrant la face inférieure des feuilles d'*Elaeagnus pungens *(Dicotylédones); ces poils protègent les stomates, évitant ainsi la dessiccation.*

assiste à une régression des éléments conducteurs, liée à une adaptation écologique à des milieux humides entraînant une réduction de la taille de l'appareil végétatif. D'où l'idée d'une origine commune des Mousses et des Cryptogames vasculaires. L'hydroïde serait alors interprétée comme étant une forme ancestrale des trachéides (Hébant).

Le limbe foliaire

Dans l'évolution de la stèle, la feuille joue un rôle dont l'importance vient d'être montrée. Il convient d'en étudier avec plus d'attention l'organisation vasculaire.

Pour réussir de bonnes coupes transversales, il est préférable de choisir des feuilles épaisses et coriaces; les feuilles persistantes de houx, de camélia, d'eucalyptus conviennent parfaitement. La coupe transversale doit être effectuée perpendiculairement à la nervure principale et passer par cette dernière, car c'est à son niveau que se font les observations les plus intéressantes.

● **La feuille des Dicotylédones.** Observons, par exemple, des coupes effectuées dans le limbe foliaire du houx *(Ilex aquifolium)*. La nervure principale est occupée par un important faisceau libéro-ligneux en éventail élargi au niveau du phloème, et entouré par des tissus de soutien. Dans une coupe intéressant tout le limbe, on peut aussi voir les faisceaux libéro-ligneux des différentes nervures latérales. Ils sont plus petits et sectionnés obliquement.

Les différents faisceaux observés dans la feuille de houx sont orientés de la même façon. Les massifs de phloème se situent du côté de la face inférieure (face tournée vers le sol), appelée aussi face externe de la feuille (elle est tournée vers l'extérieur par rapport à la tige).

Les massifs de xylème se superposent aux massifs de phloème et se trouvent donc vers la face supérieure, ou interne, de la feuille. Cette disposition du tissu criblé par rapport au tissu ligneux est identique à celle observée au niveau des faisceaux cribro-vasculaires de la tige. En effet, les cordons conducteurs de la feuille sont en continuité avec les faisceaux libéro-ligneux de la tige et, à moins de torsions secondaires, il ne peut pas y avoir de modifications des dispositions relatives du phloème et du xylème. Cependant, si dans la tige les faisceaux sont disposés en cercle autour de l'axe, conférant à cette dernière une symétrie axiale, dans la feuille, ils sont dans un plan, celui du limbe. La symétrie du système vasculaire y est bilatérale, le plan de symétrie passant par l'axe de la nervure.

En plus de sa symétrie particulière, la feuille présente d'autres caractéristiques propres, surtout histologiques, qui apparaissent peu à peu au cours d'une étude plus détaillée.

De l'extérieur vers l'intérieur du limbe foliaire du houx, on observe : deux épidermes (supérieur et inférieur) auxquels sont accolés au niveau des nervures deux massifs de collenchyme rose (supérieur et inférieur). Celui de la face inférieure fait même saillie à la surface de la feuille, marquant par une côte le tracé de la nervure principale. Intérieurement aux collenchymes, apparaissent deux massifs de sclérenchyme, colorés en vert par le carmin vert d'iode. Celui de la face supérieure, coloré en vert foncé, très développé, est séparé du métaxylème par le protoxylème à vaisseaux résorbés noirs. Celui de la face inférieure, coloré en vert clair, plus étroit, se superpose en un arc au large massif de phloème. L'important faisceau libéro-ligneux de la nervure principale doit sa forme en éventail à la juxtaposition de plusieurs petits faisceaux libéro-ligneux originaires pour la plupart des nervures latérales. L'essentiel du tissu vasculaire est d'origine secondaire, et les différents faisceaux composants sont séparés entre eux par des rayons médullaires sombres, divergeant à partir du protoxylème (primaire). Dans le xylème secondaire, les gros vaisseaux se trouvent vers les pôles ligneux; ils se sont différenciés au printemps, lorsque la feuille s'est développée. Les petits vaisseaux sont situés vers la zone génératrice; ils se sont formés en automne. Cette hétérogénéité dans le calibre des vaisseaux et leur disposition en deux types rappellent les observations faites chez le chêne sur le bois de printemps et le bois d'été. Mais, contrairement aux tiges, les feuilles ne poursuivent pas leur croissance au-delà d'une année; la zone génératrice cesse donc rapidement de fonctionner et se sclérifie.

Les faisceaux foliaires circulent dans un parenchyme, ou *mésophylle*, qui présente quelques caractères originaux. Dans les deux tiers inférieurs du limbe, il est très lâche parce que composé de cellules laissant entre elles des méats de grande taille : les *lacunes;* cette partie du mésophylle constitue le *parenchyme lacuneux*. Les lacunes les plus externes communiquent avec l'extérieur par des petits trous, les *ostioles*. Elles sont bordées par deux cellules épidermiques spécialisées à parois très épaisses :

▼ *Coupe transversale de feuille de houx (*Ilex aquifolium *— Dicotylédones) passant au niveau de la nervure principale occupée par un important faisceau libéro-ligneux en éventail entouré de tissus de soutien; de part et d'autre, on peut observer l'importance du parenchyme lacuneux.*

S. Blaise et C. Sastre



les cellules *stomatiques,* qui commandent l'ouverture de l'ostiole. Celles-ci constituent, avec d'autres cellules qui leur sont parfois associées, le *stomate,* qui joue pour la feuille le rôle d'un poumon. La lacune située sous l'ostiole est généralement de grande taille ; elle forme la *chambre sous-stomatique.*

Dans le tiers supérieur du limbe, le parenchyme, dense, sans méats, est constitué de cellules chlorophylliennes allongées parallèlement les unes aux autres et perpendiculairement à l'épiderme : le *parenchyme* est dit *palissadique.* Il joue un rôle important dans l'assimilation chlorophyllienne, tant par sa richesse en chloroplastes que par sa situation à la partie supérieure de la feuille, exposée directement aux rayons du soleil. Il est protégé par un épiderme recouvert d'une épaisse cuticule protectrice, laquelle donne son aspect vernissé à la feuille de houx. Cet épiderme est doublé intérieurement d'un *hypoderme* à parois cellulosiques fortement épaissies.

L'épaisseur de la cuticule, la répartition des tissus de soutien et la localisation des stomates à la face inférieure, en réduisant la transpiration, confèrent à la feuille de houx un caractère xérophile.

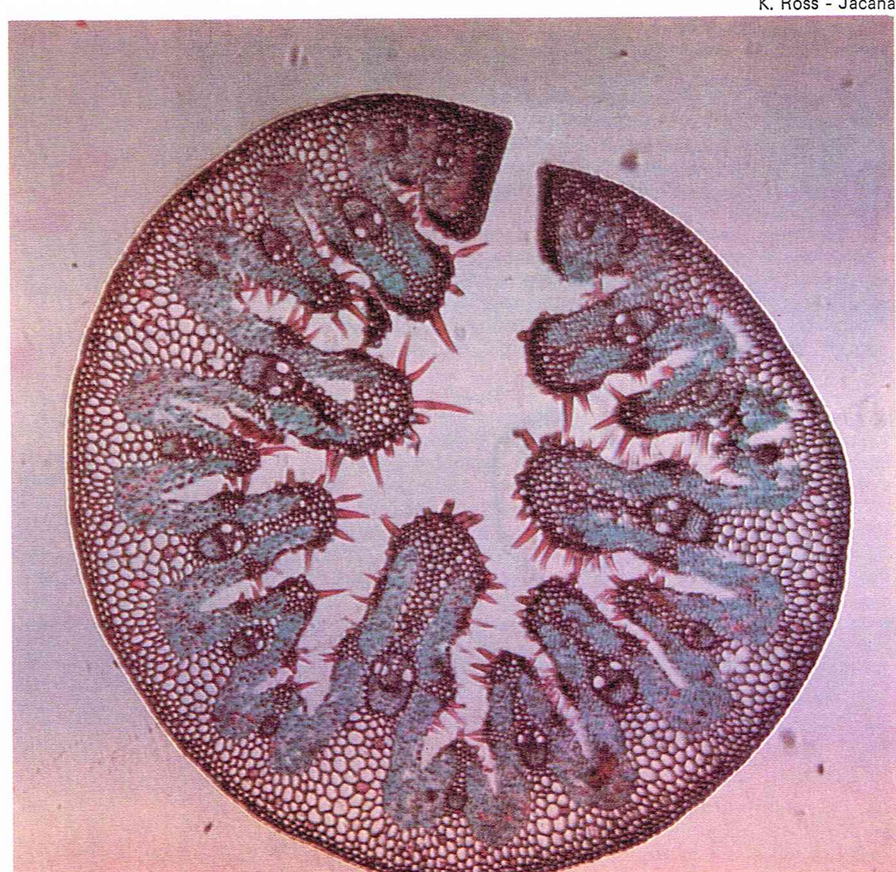
L'étude anatomique des feuilles d'autres Dicotylédones révélerait l'existence de variations portant non seulement sur les particularités énoncées ci-dessus, mais encore sur la disposition du parenchyme palissadique. En effet, il peut n'exister qu'à la face supérieure (houx), ou bien entourer complètement le parenchyme lacuneux (chardon béni), ou encore occuper à lui seul le limbe (eucalyptus).

● **La feuille des Monocotylédones.** Chez de nombreuses Monocotylédones, les nervures foliaires sont parallèles entre elles, et le limbe se situe en position verticale, ce qui introduit quelques modifications dans l'anatomie foliaire de ce groupe.

Par exemple, une coupe transversale faite dans une feuille de muguet montre qu'un parenchyme uniquement lacuneux entoure des faisceaux cribro-vasculaires d'origine primaire tous sectionnés transversalement. Rares sont les feuilles de Dicotylédones ne possédant qu'un parenchyme lacuneux (euphorbe), alors que cette particularité est très commune chez les Monocotylédones. Les feuilles de ces dernières présentent en outre un tissu caractéristique : le *tissu bulliforme.* Il s'agit de cellules généralement d'origine épidermique, plus rarement sous-épidermiques ou parenchymateuses, qui se distinguent des cellules voisines par une taille beaucoup plus grande. Leurs variations de turgescence provoquent des mouvements d'ouverture ou de fermeture du limbe. On rencontre le tissu bulliforme surtout chez les Graminées dont les feuilles se replient (oyats) ou s'enroulent sur elles-mêmes (roseau du Midi), limitant ainsi la transpiration par temps sec et chaud.

▼ Coupe transversale de feuille d'oyat* (Psamma arenaria — *Monocotylédones*) *; ces feuilles se replient, limitant ainsi la transpiration.

K. Ross - Jacana



● **La feuille des Gymnospermes.** La feuille des Gymnospermes ne diffère pas profondément de celle des Angiospermes, mais présente cependant quelques particularités histologiques.

Si, par exemple, on effectue une coupe transversale dans l'aiguille de pin sylvestre (Abiétinées), on observe que les aiguilles sont groupées par deux sur des rameaux nains, qui, par définition, ont terminé leur croissance. Les aiguilles sont en fait des feuilles qui vont passer trois ou quatre ans sur l'arbre avant de tomber avec le rameau nain.

C'est une cuticule très épaisse qui donne son aspect vernissé à la feuille. Sur ses deux faces, les stomates sont disposés en rangées longitudinales, parallèles au grand axe et bien visibles à l'œil nu.

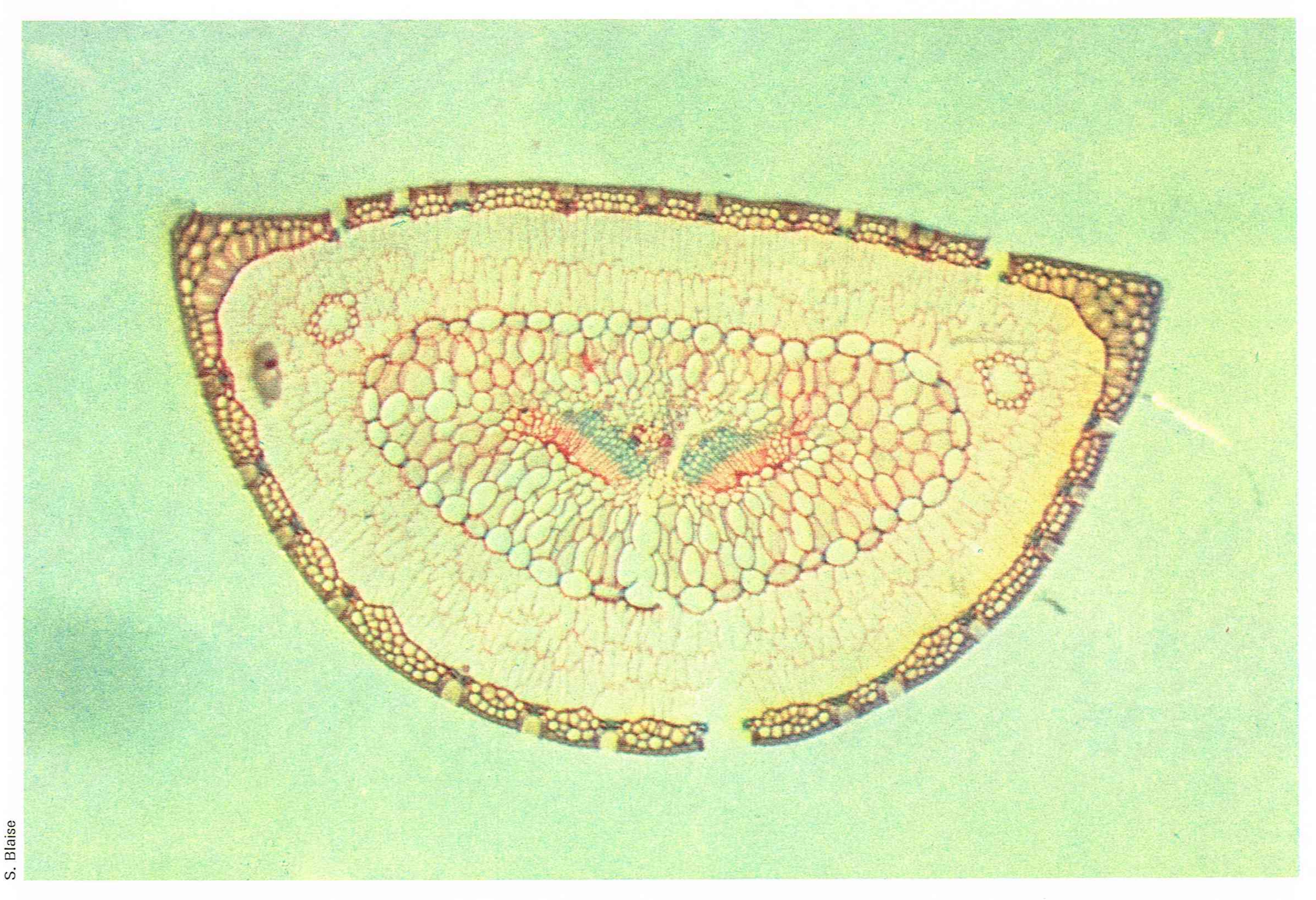
Sous l'épiderme, plusieurs assises de cellules constituent la zone hypodermique. Les cellules du parenchyme sont toutes chlorophylliennes et isodiamétriques. Leurs parois cellulosiques forment de nombreux replis en doigt de gant tournés vers l'intérieur des cellules et ne laissant que peu de place à des lacunes en petit nombre.

Dans ce parenchyme, un certain nombre de canaux sécréteurs parcourent tout ou partie de l'aiguille ; ils sont limités par un manchon de cellules sécrétrices doublé extérieurement par une gaine de cellules à parois sclérifiées. Dans le genre *Pinus,* le nombre et la disposition des canaux sécréteurs sont constants pour une espèce donnée. En cas de litige entre deux espèces, il suffit souvent d'effectuer à la lame de rasoir des coupes transversales dans une aiguille, de préférence sèche (ramassée par terre). En montant les coupes dans l'eau, sans coloration ni vidage (la dessiccation ayant agi comme l'hypochlorite en détruisant le cytoplasme), il est possible de compter les canaux. Ainsi, Bui (1972) a pu établir une clef dichotomique de détermination des espèces de *Pinus* et de *Keteleeria* d'Indochine.

Les faisceaux libéro-ligneux, en grande partie d'origine secondaire et au nombre de deux, sont enveloppés dans un *tissu de transfusion* propre aux Gymnospermes. Celui-ci est constitué de deux catégories de cellules étroitement intriquées : les unes, vivantes, à parois minces, sont parenchymateuses ; les autres, mortes, à parois plus épaisses pourvues de ponctuations aréolées, sont des trachéides assez semblables à celles du xylème. L'ensemble, tissu de transfusion et tissu vasculaire, est limité par un endoderme.

L'analyse de ces exemples montre qu'en dehors de certains traits communs de grande importance qui caractérisent la feuille en général, à savoir : une symétrie bilatérale et certains types de parenchyme spécialisé, les variations anatomiques et morphologiques sont importantes. Elles portent, du seul point de vue anatomique, non seulement sur les parenchymes, les épidermes et l'appareil sécréteur, mais encore sur le nombre des faisceaux, ainsi que sur la forme et la répartition des tissus de soutien. Ces éléments, variables d'un groupe végétal à l'autre, peuvent être constants pour une famille, un genre, une espèce donnés ; ce sont, dans ce cas, de bons caractères de détermination. Ainsi, en 1973, on a montré que chez les *Sauvagesia* (genre tropical proche des violettes), chaque espèce possède une structure différente au niveau de la nervure médiane du limbe. De plus, certaines espèces jugées primitives ont des faisceaux cribro-vasculaires en position supérieure. Leurs éléments conducteurs sont à disposition inversée par rapport à celle des faisceaux normaux d'une feuille (houx). Ils viennent s'ajouter à ces derniers, donnant ainsi aux éléments conducteurs de certaines espèces de ce genre un début de symétrie axiale.

Des observations semblables pourraient être faites chez les Graminées. Dans cette famille, le nombre des cordons vasculaires et les modalités de répartition des tissus de soutien peuvent souvent fournir de bons critères de classification systématique. Dans bien des cas, les déterminations spécifiques sont rendues difficiles par


S. Blaise

▲ *Coupe transversale d'aiguille de pin* (**Pinus — *Gymnospermes***) *montrant, en dehors du cylindre central, deux canaux sécréteurs de résine; dans le genre* **Pinus**, *le nombre et la position de ces canaux sont caractéristiques d'une espèce donnée.*

l'absence de caractères morphologiques macroscopiques. Ainsi en est-il du genre *Festuca,* dont les espèces sont aussi nombreuses que difficiles à caractériser. Une coupe transversale, sans coloration, faite dans la partie médiane de la plus jeune feuille d'une pousse latérale (encore appelée innovation) fournit de précieuses indications. Par exemple, *Festuca eskia*, le gispet, espèce piquante de certains pâturages pyrénéens de 1 500 à 2 000 m, se reconnaît anatomiquement par un sclérenchyme tapissant l'épiderme inférieur de la feuille et par les neuf cordons vasculaires de cette dernière. *Festuca rubra*, la fétuque rouge, commune dans le gazon des chemins et des champs, montre sept faisceaux foliaires accompagnés de sept petits massifs de sclérenchyme.

Les stomates

Les stomates existent en plus ou moins grand nombre sur les divers organes aériens des végétaux, mais ils sont particulièrement bien observables sur les feuilles. S'ils se situent généralement à la face inférieure de celles-ci, de nombreuses espèces en possèdent sur les deux faces. Les stomates peuvent être d'intéressants éléments de détermination, et même fournir des renseignements phylogénétiques.

Il existe diverses méthodes d'observation. Par exemple, il est possible d'arracher, avec une paire de pinces, des lambeaux d'épiderme, que l'on éclaircira en les plongeant dans un bain d'hypochlorite de soude afin de vider les cellules de leur contenu. Après lavage et neutralisation de l'hypochlorite restant par l'acide acétique, on colore au rouge de ruthénium. Une autre méthode, utilisée de préférence pour des épidermes foliaires glabres, consiste à faire des duplications avec de l'acétate de cellulose dissoute dans de l'acétone. A l'aide d'un pinceau, on dépose une fine couche de cette solution sur l'épiderme foliaire à étudier. L'acétone s'évapore, laissant un fin voile d'acétate de cellulose sur lequel s'imprime le modelé de l'épiderme. Lorsque toute l'acétone est évaporée, on peut récupérer cette « copie » de l'épiderme, avec une paire de pinces, et la monter entre lame et lamelle; un morceau de papier gommé suffit pour fixer la lamelle sur la lame. Il est alors possible d'étudier la structure des stomates.

Fondamentalement, un stomate est formé de deux cellules de garde, nées par division d'une cellule épidermique spéciale appelée *cellule mère de stomate*. Ces deux cellules, chlorophylliennes, limitent l'ostiole, comme nous l'avons déjà vu chez le houx. Cet orifice permet les échanges gazeux entre les tissus foliaires et l'extérieur. Le degré d'ouverture de l'ostiole est déterminé par les variations de turgescence des cellules de garde, lesquelles peuvent être entourées par une ou plusieurs cellules appelées *cellules annexes*. La présence ou l'absence de ces dernières, leur origine (cellule mère du stomate ou cellules épidermiques voisines) et leur nombre permettent de distinguer différents types stomatiques.

● Chez les Dicotylédones, par exemple, toutes les cellules du complexe stomatique ont pour origine la cellule mère. Le type le plus simple, sans cellules annexes, est dit **anomocytique** (par exemple, chez la renoncule). Il est la phase obligatoire de passage vers les autres types, plus compliqués, et se rencontre chez presque tous les primordiums foliaires, c'est-à-dire les très jeunes feuilles situées dans les bourgeons en phase active de développement. C'est pourquoi, pour faire des comparaisons entre espèces différentes, il est nécessaire d'observer des feuilles adultes. C'est d'ailleurs en partie pour cette raison que les espèces qui présentent ce type stomatique sur les feuilles adultes sont considérées comme primitives. Il est fort intéressant de remarquer que de nombreuses espèces de Ranales, groupe de Dicotylédones jugé primitif pour de nombreux autres caractères, possèdent des stomates anomocytiques.

La giroflée a des stomates du type **anisocytique,** c'est-à-dire qu'il y a trois cellules annexes, dont l'une est nettement plus petite que les autres.



C. Bevilacqua

▲ ***Épiderme de calla* (Zantedeschia aethiopica) *montrant de nombreux stomates ouverts, lesquels permettent les échanges gazeux entre le milieu extérieur et la plante ; les taches foncées sont des chloroplastes (coloration histologique de contraste).***

Dans le type **diacytique,** les cellules de garde sont entourées par une paire de cellules annexes dont la paroi, commune, est perpendiculaire au grand axe du stomate. C'est ce type qui se rencontre chez les Caryophyllacées (par exemple, l'œillet).

Enfin, le dernier type important qui se rencontre chez les Dicotylédones est le stomate **paracytique,** à deux cellules annexes parallèles au grand axe du stomate (par exemple, certaines espèces de millepertuis, genre *Hypericum*). Il présente des variantes : *hémiparacytique,* à une seule cellule annexe, et *parallélocytique,* à trois cellules annexes (ou davantage).

L'étude comparée des types stomatiques rencontrés dans certains groupes taxonomiques peut donner des renseignements phylogéniques, voire parfois biogéographiques. Ainsi, C. Rodriguez, en 1973, a pu montrer l'origine géographique d'une section américaine de millepertuis. Les espèces les plus primitives possèdent des stomates anomocytiques. Elles occupent une aire située à la frontière du Mexique et des États-Unis, alors que les espèces plus évoluées, à stomates anisocytiques et paracytiques, se trouvent au nord des États-Unis et en Amérique du Sud.

● Chez les Gymnospermes, deux types principaux de stomates ont été décrits :

▶ ***Stomates observés au microscope à balayage.***

C. Sastre et O. Roche

— le type *haplochéile,* chez lequel les cellules annexes proviennent de cellules épidermiques voisines et forment soit une couronne *(Ephedra),* soit deux couronnes (le sapin) ;

— le type *syndétochéile,* où la cellule mère se divise en trois cellules; les deux latérales vont constituer les cellules annexes, tandis que la cellule centrale se divise à son tour pour donner les cellules de garde *(Gnetum).*

Outre les stomates aérifères traités jusqu'à présent, il existe des *stomates aquifères,* ou *hydathodes,* dont le rôle est d'excréter de l'eau. Ils participent à l'équilibre hydrique du végétal. Ces stomates, à ostiole toujours ouvert, sont parfois tout à fait dégénérés à l'état adulte; ils ont alors perdu leur structure stomatique. Chez certaines espèces par contre, vus de face, ils ne se distinguent pratiquement pas des stomates aérifères. Ils sont généralement situés à l'extrémité de la feuille, à la marge du limbe ou sur sa face supérieure, non loin de la marge. Dans les stomates aérifères, les cellules bordant la chambre sous-stomatique sont chlorophylliennes. Par contre, dans les hydathodes, ces cellules sont dépourvues de chloroplastes et appartiennent à un tissu spécialisé : l'*épithème.* Ce dernier est en relation avec l'extrémité libre d'une petite nervure. De nombreux auteurs pensent que le stomate aquifère dérive du stomate aérifère, principalement par perte des chloroplastes. Un état intermédiaire entre ces deux sortes de stomates a été décrit récemment chez *Sauvagesia erecta;* cette espèce possède des stomates aquifères à épithème chlorophyllien.

Le pétiole de la feuille

Chez beaucoup d'Angiospermes, de Gymnospermes et de Ptéridophytes, la feuille se rattache à la tige par un pétiole. Nous avons décrit la disposition et la structure des cordons vasculaires dans la tige et dans le limbe. Ainsi pouvons-nous espérer trouver dans le pétiole une disposition et une structure intermédiaires assurant le passage entre les structures vasculaires à symétrie bilatérale de la feuille et celles à symétrie axiale de la tige.

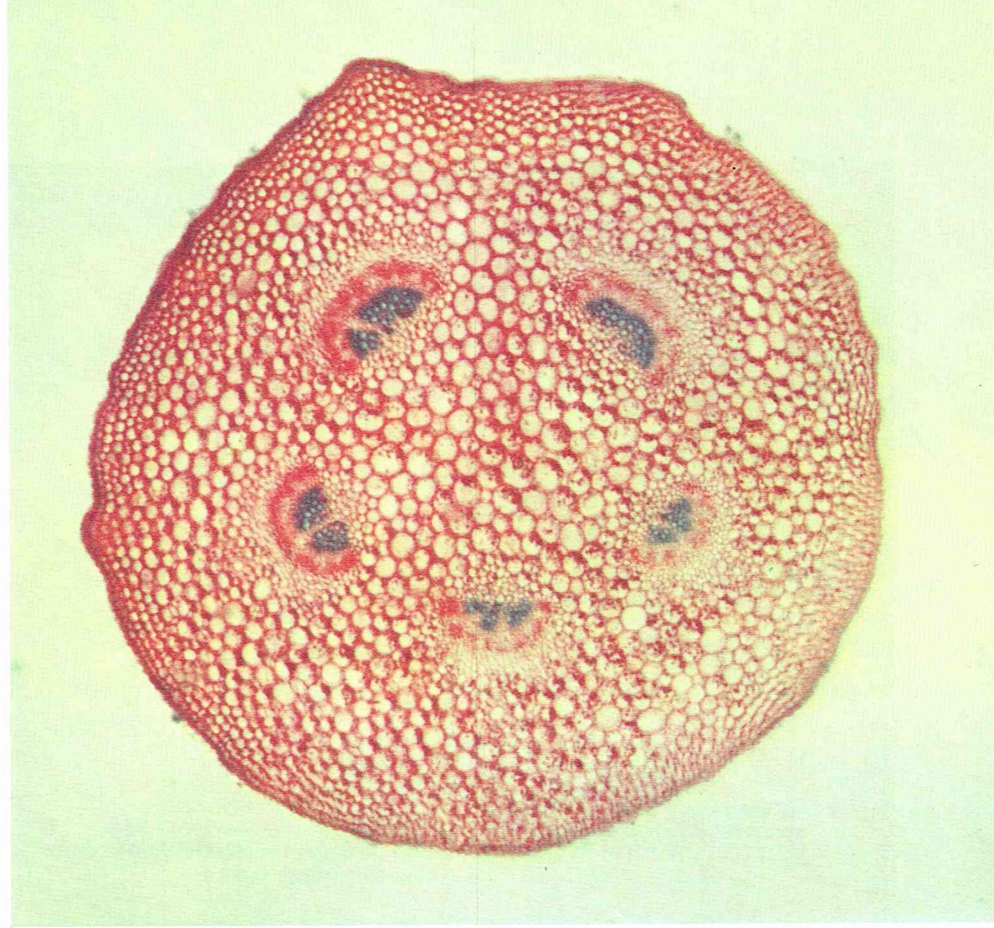
Si l'on examine, par exemple, le pétiole de lierre (*Hedera helix,* Dicotylédones), dont la grande taille et la rigidité permettent des coupes faciles, on constate que la section en est presque circulaire; cependant, anatomiquement, l'ensemble du tissu vasculaire est disposé symétriquement par rapport à un plan. Les faisceaux conducteurs sont soit soudés, soit nettement séparés les uns des autres, d'autant plus que la coupe est effectuée près du limbe. Ils sont disposés sur un arc et regroupés en une sorte de cylindre central à peine ouvert à sa partie supérieure. Les deux faisceaux, voire les quatre faisceaux les plus externes, sont isolés et correspondent aux nervures marginales du limbe. Par contre, le faisceau médian (le plus large) prolongeant la nervure principale et les nervures secondaires les plus importantes est un faisceau composé sur lequel se distinguent aisément plusieurs pôles de protoxylème. Dans le pétiole, l'arc vasculaire étant presque fermé, la disposition relative du phloème et du xylème dans les deux faisceaux les plus externes est inversée, et le phloème se trouve alors en position supérieure. D'autre part, il faut noter la présence d'un collenchyme (rose) périphérique et d'un parenchyme à cellules contenant des cristaux jaunâtres d'oxalate de calcium maclés en oursin. De plus, accolés ou remplaçant le protoxylème et le protophloème, on remarque des massifs de fibres sclérifiées (verts). Dans le phloème, et dans le parenchyme situé dorsalement aux faisceaux cribro-vasculaires, il y a des canaux sécréteurs, caractéristiques, propres au genre ou à la famille.

Il est intéressant de noter que, chez certaines espèces, s'ajoute un arc supérieur à faisceaux inversés à l'arc vasculaire inférieur. Parfois, ces deux arcs se soudent par leurs bords, donnant au pétiole une structure vasculaire comparable à celle de la tige (*ex.* chez le ricin).

Les pièces florales

La morphologie même des pièces florales les plus voyantes, calice et corolle, et leur disposition spiralée chez certains groupes primitifs d'Angiospermes plaident en faveur de leur origine foliaire. Une étude anatomique ne fait que confirmer cette hypothèse en cours depuis Goethe. Les traces vasculaires des sépales et pétales circulent d'une façon complexe dans le réceptacle floral. Des coupes transversales effectuées dans cet axe contracté révèlent parfois, par le biais de cette complexité, la solution à certains problèmes d'interprétation de structures florales aberrantes (Guédès, 1972).

Les faits sont moins évidents en ce qui concerne les autres pièces florales, à savoir les étamines et les carpelles, dont nous allons à présent analyser la structure anatomique.



S. Blaise et C. Sastre

▲ ***Coupe transversale de pétiole de lierre (Hedera helix — Dicotylédones) montrant les cinq faisceaux libéro-ligneux qui correspondent aux faisceaux des nervures du limbe.***

L'étamine

L'ensemble des étamines forme l'*androcée,* appareil mâle de la fleur. Chaque étamine montre une partie renflée bourrée de grains de pollen, l'*anthère,* portée par un fin pédicelle, le *filet.* L'anthère est constituée généralement de quatre sacs polliniques, distribués en deux paires latérales réunies par un *connectif* médian qui se trouve dans le prolongement du filet. A maturité, la paroi qui sépare les deux sacs d'une même paire se rompt; il n'y a alors plus qu'une loge pollinique de chaque côté du connectif.

Chez le lis par exemple, l'anthère est *extrorse,* c'est-à-dire que le débordement de ses parties latérales se fait vers l'extérieur. L'insertion du filet se situant environ au tiers inférieur du connectif, les coupes transversales doivent être effectuées au-dessus de cette insertion.

Une coupe dans une anthère jeune révèle, de l'intérieur vers l'extérieur, quatre tissus différents :

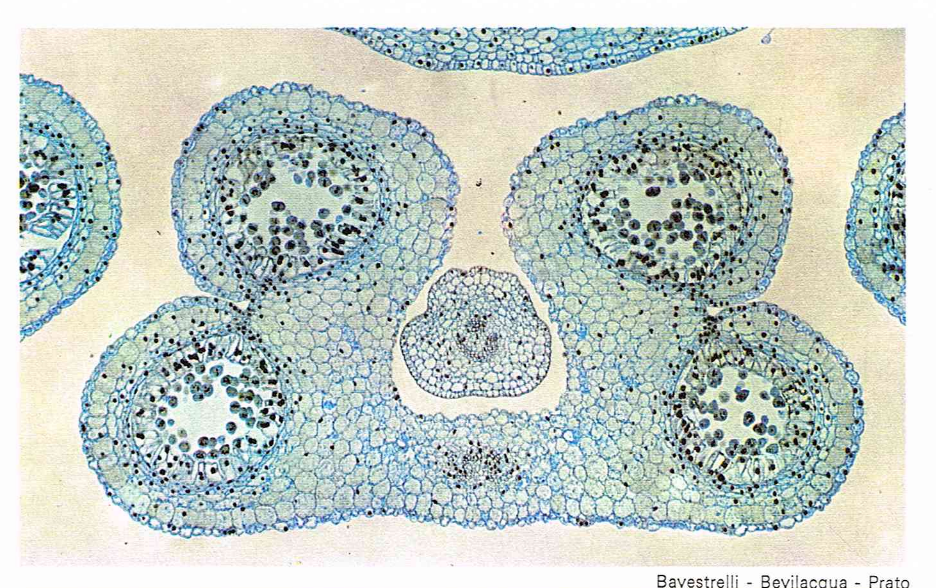
— Au centre de chaque sac, un massif de cellules à gros noyaux (sur matériel frais), les *cellules mères de pollen;*

— En périphérie, un anneau de cellules riches en réserves qui vont servir à la nourriture des grains de pollen, les *cellules nourricières;*

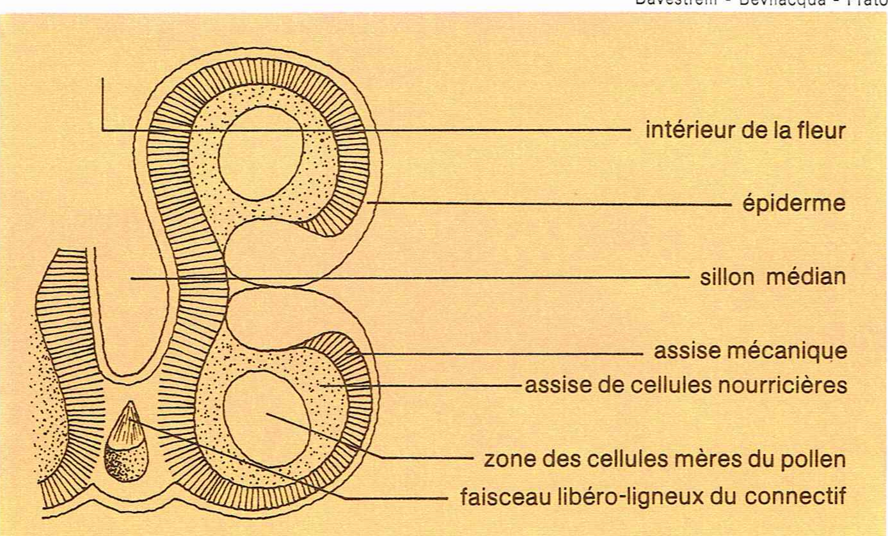
— Puis une assise de cellules allongées perpendiculairement à la surface, à membranes ornées de bandelettes lignifiées, simples ou fourchues, l'*assise mécanique;* celle-ci, très développée sur la face supérieure et les bords des sacs, est inexistante entre deux sacs d'une même paire; grâce à ses ornementations, l'assise est résistante aux variations hygrométriques;

— Enfin, à l'extérieur, un épiderme mince sauf entre les deux sacs d'une même paire où les cellules épidermiques sont très grandes.

A la déhiscence, l'épiderme, très sensible aux variations hygrométriques, se rétracte, surtout entre les sacs de chaque paire, endroit où n'existe justement pas d'assise mécanique. Il s'y forme une fente, dite *fente de déhiscence,* par où vont sortir les grains de pollen. Un cordon vasculaire à xylème interne parcourt le filet et le connectif.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Richard Colin

▲ ***Les pièces mâles de la fleur sont constituées par les étamines qui montrent une partie renflée, l'anthère, comprenant généralement quatre sacs polliniques remplis de grains de pollen. En haut, coupe transversale d'une jeune anthère de lis; en bas, représentation schématique d'une coupe d'anthère.***

La disposition relative des tissus conducteurs rappelle celle de la feuille; comme chez cette dernière, la symétrie bilatérale est très marquée, l'anthère apparaissant donc comme une feuille modifiée à des fins de reproduction. A noter qu'il n'y a pas de formations secondaires, le lis étant une Monocotylédone.

Le carpelle

L'ensemble des carpelles constitue le *gynécée,* partie femelle de la fleur. Ils peuvent être isolés et libres, ou regroupés en un pistil. Dans tous les cas, la partie renflée du ou des carpelles, renfermant les ovules, constitue l'*ovaire*. Ce dernier est surmonté d'une partie plus mince, le style, qui s'épanouit au sommet en une masse collante, le stigmate, sur lequel viennent s'agglutiner les grains de pollen. Trois carpelles soudés composent l'ovaire de lis. Les bords de chacun d'entre eux se replient vers l'intérieur et limitent ainsi une loge dans laquelle se développent les ovules. Ceux-ci sont insérés de chaque côté de la soudure sur une *zone* dite *placentaire*.

Une coupe transversale faite au tiers supérieur de l'ovaire révèle l'existence de deux épidermes, l'un externe et l'autre interne, entre lesquels se développe un parenchyme à cellules grandes et rondes. Un gros cordon vasculaire circule dans la partie médiane de chaque carpelle. Un autre gros faisceau occupe la zone de juxtaposition commune à deux carpelles; il résulte de la fusion de faisceaux carpellaires appartenant à chacun de ces deux carpelles. Ainsi, la paroi de cet ovaire tricarpellé montre-t-elle six faisceaux : trois médians par rapport aux carpelles, et trois latéraux.

Chaque bord carpellaire possède, au niveau de la zone placentaire, deux ou trois petits faisceaux placentaires orientés à l'inverse des autres (c'est-à-dire avec xylème externe). De ces faisceaux partent différents cordons vasculaires qui vont nourrir les ovules, et qui présentent chacun un cambium dont le fonctionnement donne uniquement du parenchyme secondaire. Au niveau des deux bords d'un même carpelle mis en contact, les cellules épidermiques s'allongent perpendiculairement à la surface en arrondissant leur paroi externe jusqu'à prendre un aspect papilleux. Les cellules de l'un et l'autre bord s'emboîtent en quinconce, réalisant une sorte de tissu lâche appelé *tissu papilleux*. Le tube pollinique peut ainsi cheminer jusqu'à l'ovule en écartant quelque peu les parois cellulaires du tissu papilleux.

Les ovules se forment à partir de petites boursouflures du placenta, les *bourgeons ovulaires.* Deux téguments les recouvrent, l'un interne, la *secondine,* l'autre externe, la *primine*. Ils ménagent, à l'extrémité libre de l'ovule, un canal conduisant au nucelle : le *micropyle*. Durant sa croissance, l'ovule s'écarte du placenta; il y reste attaché par un pédicelle, appelé *funicule,* par où passe un cordon vasculaire émis par un des faisceaux placentaires. Ce cordon se divise, au niveau de la *chalaze,* en deux branches s'engageant chacune d'un des côtés de la primine. Enfin, chez le lis, l'ovule bascule de 180°, tournant ainsi son micropyle vers le placenta.

Le carpelle du lis, reconsidéré à la lumière des données anatomiques, paraît facilement assimilable à une feuille dont les bords se seraient repliés vers la face interne. Le cordon médian du carpelle présente la même disposition que celui de la nervure principale d'une feuille; les faisceaux latéraux et placentaires peuvent être considérés comme les homologues des nervures latérales et marginales. La disposition inverse des faisceaux placentaires s'explique par le fait que le limbe s'est replié sur lui-même sur les deux bords; ce qui était interne est devenu externe et *vice versa*. Par un raisonnement analogue, on pourrait démontrer que le tissu papilleux est issu d'une partie de l'épiderme externe.

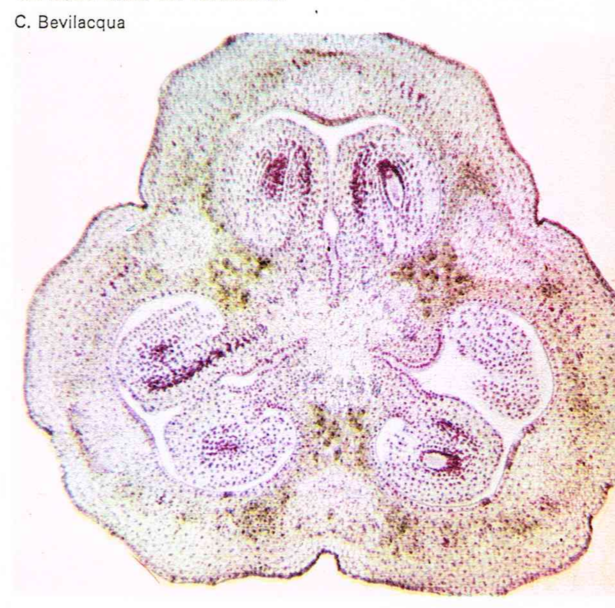
Pour certains auteurs, les étamines et les carpelles n'auraient acquis une structure bilatérale que secondairement. Dans cette hypothèse, les pièces florales n'auraient donc pas une origine foliaire.

Conclusions

Si l'anatomie, considérée comme seule science descriptive, présente un intérêt limité, par contre, elle prend toute sa signification par les renseignements qu'elle est susceptible de fournir à d'autres disciplines.

Au cours de cette analyse, nous avons montré, à partir d'expériences récentes, le parti qu'il est possible de tirer des études anatomiques pour aboutir à des conclusions phylogénétiques et systématiques. Nous avons volontairement omis de décrire certaines structures anatomiques particulières (lianes, plantes aquatiques); le lecteur intéressé par ces structures peut se reporter aux ouvrages de base cités en référence.

C. Bevilacqua



▶ ***Coupe transversale réalisée dans un ovaire de tulipe*** (Tulipa gesneriana — ***Monocotylédones***)***; dans ce cas, l'ovaire à trois loges résulte de la soudure de trois carpelles, six ovules à placentation axile sont bien visibles.***

TABLEAU RÉCAPITULATIF				
	CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES GROUPES TAXONOMIQUES	RACINE	TIGE	FEUILLE
CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES ORGANES		Symétrie axiale Écorce épaisse Cylindre central sans moelle	Symétrie axiale Écorce relativement peu épaisse Cylindre central avec moelle	Symétrie bilatérale *Limbe*: Aspect aplati; Présence de parenchyme palissadique *Pétiole*: Aspect non aplati; Absence de parenchyme palissadique
MONOCOTYLÉDONES	Pas de formations secondaires intrafasciculaires Pas de xylème et phloème secondaires	Actinostèle Xylème à phase alterne centripète toujours présent Faisceaux ligneux nombreux (+ de 8) disposés en un cycle Épaississements de Caspary en O ou en U	Atactostèle Xylème avec une 4e phase dite périphérique Faisceaux nombreux disposés en plusieurs cycles	Nervures parallèles plus ou moins de même importance
DICOTYLÉDONES	Cambium secondaire Xylème et phloème secondaires présents Bois hétéroxylé	Actinostèle Xylème à phase alterne centripète toujours présent Faisceaux ligneux peu nombreux (— de 8)	Eustèle Xylème superposé Faisceaux libéro-ligneux en 1 cycle, exceptionnellement 2	Présence d'une nervure principale plus importante que les autres nervures
GYMNOSPERMES	Cambium secondaire Bois homoxylé Présence de canaux résinifères Ponctuations aréolées	Actinostèle Xylème à phase alterne centripète toujours présent Faisceaux ligneux peu nombreux (— de 8)	Eustèle Xylème superposé Faisceaux libéro-ligneux en 1 cycle	Présence de tissu de transfusion
PTÉRIDOPHYTES	Actuellement, pas de cambium Bois fossile homoxylé Trachéides scalariformes	Protostèle à actinostèle	Siphonostèle à dictyostèle	*Pétiole :* actinostèle

▲ ***Tableau récapitulatif des caractères anatomiques des Monocotylédones, Dicotylédones, Gymnospermes et Ptéridophytes.***

De même, les relations de l'anatomie avec la morphologie ont été seulement esquissées. Elles sont pourtant importantes; certaines structures morphologiques apparemment aberrantes trouvent leur explication dans une étude anatomique fine. Par exemple, outre le problème de l'interprétation des organes floraux que nous avons traités, il faut citer ceux des phyllodes (feuilles ayant l'apparence de tiges), des cladodes (tiges ayant l'apparence de feuilles) et du cas particulier de l'écaille de pin, rameau florifère contracté. Dans ces trois exemples, c'est grâce à l'anatomie que les homologies ont pu être établies.

Nous avons traité l'anatomie des seuls végétaux vasculaires et, plus particulièrement, celle des tissus conducteurs.

On a, au passage, souligné l'intérêt du cas particulier des Mousses, intermédiaires entre les végétaux supérieurs et les Cryptogames cellulaires. Effectivement, les cellules des Algues et Champignons pluricellulaires, des Lichens et de bon nombre de Bryophytes subissent beaucoup moins de différenciations divergentes que celles des plantes vasculaires. Elles constituent des filaments soit organisés en cladomes, comme chez les Rhodophycées par exemple, soit associés en masses compactes, comme dans un thalle de Champignon.

Au cours des âges, certains groupes végétaux ont acquis progressivement une structure anatomique de plus en plus complexe. La première étape de cette évolution se rencontre actuellement chez les Ptéridophytes et les Gymnospermes à trachéides vraies. Ensuite, chez les Angiospermes, s'est effectuée la mise en place des vaisseaux du métaxylème, avec apparition de bois hétéroxylé chez les Dicotylédones. Quant aux Monocotylédones, sans bois véritable, elles sembleraient avoir subi une évolution régressive de l'appareil végétatif.

Par ailleurs, si la distinction : racine, tige, feuille, se justifie en général physiologiquement et morphologiquement, elle est moins évidente pour l'anatomie, où existent de nombreuses phases intermédiaires. Il nous a cependant paru important de donner, dans le tableau ci-dessus, quelques éléments généraux permettant de distinguer ces différents organes dans les principaux grands groupes de végétaux vasculaires.

BIBLIOGRAPHIE

BOUREAU E., *Anatomie végétale,* 3 vol., 752 p., 370 fig., Presses universitaires, Paris, 1954-1957. - DEYSSON G., *Éléments d'anatomie des plantes vasculaires,* 266 p., 222 fig., Soc. Éd. Enseign. Sup., Paris, 1954. - EAMES A.J. et Mc DANIELS L.H., *An Introduction to Plant Anatomy,* 427 p., 186 fig., Mc Graw-Hill, New York and London, éd. 1947. - ESAU K., *Plant Anatomy,* 734 p., 85 fig., John Wiley, New York, 1953. - GAYRAL P. et VINDT J., *Anatomie des végétaux vasculaires,* 2 vol., 141 p., 234 fig., Doin, Paris, 1961. - GUINOCHET M., *Notions fondamentales de botanique générale,* 446 p., 372 fig., Masson, Paris, 1965. - HEYWOOD V.H., *Scanning Electron Microscopy,* 323 pl., Acad. Press, London and New York, 1971. - Mc LEAN R.C. et IVIMEY-COOK W.R., *Textbook of Theorical Botany,* 2 vol., 2 201 p., 2 067 fig., Longmans, Green & C°, London, 1951. - METCALFE C.R. et CHALK L., *Anatomy of the Dicotyledons,* 2 vol., 1 500 p., 317 fig., Oxford Univers. Press, Oxford, 1957. - MEYLAN B.A. and BUTTERFIELD B.G., *Three-Dimensional Structure of Wood,* 80 p., 61 fig., Chapman and Hall, London, 1972. - TROUGHTON J. and DONALDSON L.A., *Probing Plant Structure,* 116 p., 105 pl., Chapman and Hall, London, 1972.



N. Cirani

▲ *La physiologie végétale a pour objet l'étude des différentes fonctions qui permettent aux plantes de croître, d'acquérir une forme spécifique, de réagir aux conditions de l'environnement et de se reproduire. Ici, une forêt tropicale, lieu d'une intense synthèse biochimique.*

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

Diversité et vie des végétaux

Les végétaux ont des formes si variées que l'on hésite bien souvent avant de les reconnaître. Cette moisissure qui recouvre le pot de confiture, ce feutrage blanc qui se développe sur le sol humide du sous-bois, cette couche verte qui enduit le tronc des arbres, cette croûte sèche et grise qui s'incruste dans la pierre sont tous des végétaux, au même titre que l'arbre de la forêt, la plante d'ornement ou le légume et l'arbre fruitier de nos cultures.

Les Champignons et les Algues, comme les Mousses, les Fougères, les arbres ou les fleurs des champs possèdent en commun un nombre réduit de propriétés qui en font des êtres vivants. La physiologie végétale a pour objet l'étude des manifestations vitales, c'est-à-dire des diverses *fonctions* qui permettent aux plantes de croître en se nourrissant, d'acquérir une forme spécifique en se différenciant, de réagir aux conditions de l'environnement et de se reproduire.

Les fonctions physiologiques des végétaux

L'expérience courante permet de constater qu'une plante n'est pas indifférente à son entourage : elle a besoin de soins, d'eau et d'engrais, de lumière... Elle reçoit des informations venant de l'extérieur, les traite, les transcrit et les utilise. Elle rejette à son tour dans son environnement les produits de son activité. Toute cette activité correspond aux fonctions d'*échange* et de *métabolisme*.

La croissance et le développement des plantes impliquent la synthèse de matière nouvelle, le maintien des structures et la création de formes spécifiques. Ce sont les fonctions de *morphogenèse* et de *différenciation*.

Toute plante est capable de se reproduire soit par l'intermédiaire d'une organisation sexuée (la fleur et la graine par exemple), soit par la régénération d'un nouvel individu à partir d'une de ses parties végétatives (une bouture par exemple). L'ensemble de ces phénomènes met en jeu des réactions métaboliques et hormonales qui constituent les fonctions de *reproduction*.

Quelle que soit leur complexité, qu'ils soient pluricellulaires ou unicellulaires, qu'ils possèdent une structure très diversifiée comme les plantes dites « supérieures » ou une organisation rudimentaire comme les Algues ou les Champignons, les végétaux sont tous sensibles aux paramètres du milieu dans lequel ils vivent : la température, la lumière, la composition gazeuse... Cette sensibilité, qui est une manifestation vitale parmi les autres, constitue une fonction particulière. Elle est souvent traitée comme une variable des fonctions d'échange, de croissance et de développement ou de reproduction.

Fonctions et structures

Toutes les manifestations vitales qui viennent d'être évoquées supposent la création et le maintien d'une organisation spatiale. La vie n'existe que dans un ensemble structuré où les réactions se développent suivant des normes topographiques rigoureuses. Les *structures* peuvent être décrites à tous les niveaux de complexité d'une unité végétale vivante.

— Une *association végétale,* c'est-à-dire un groupement d'individus et d'espèces, constitue une unité dont on peut étudier le fonctionnement, comme on le ferait pour un être isolé; les phytosociologues parlent d'*individu d'association,* dans la mesure où cette structure est reproductive. Quant aux écologistes, ils décrivent des *écosystèmes* (une forêt, une prairie, un lac...) dont les fonctions sont rigoureusement contrôlées par leur composition. Le rapport des espèces entre elles, la répartition des groupes trophiques constituent la description d'une structure.

— Une plante est elle-même constituée d'*organes :* racines, tiges, feuilles. Ceux-ci renferment à leur tour des *tissus,* assemblages de cellules identiques. Chaque organe, chaque tissu joue un rôle bien précis dans la réalisation d'une fonction.

— Au sein de chaque *cellule,* des membranes limitent des compartiments métaboliques dont les formes, le nombre et les dispositions réciproques sont rigoureusement établis.

— Au *niveau plurimoléculaire* et *moléculaire,* la forme, la structure ou la conformation sont des caractères qui contrôlent les activités métaboliques (structure membranaire, enzymatique...).

Si la physiologie végétale s'attache tout particulièrement à la connaissance des activités ou fonctions, elle ne se désintéresse pas des structures, sans lesquelles les fonctions perdraient leur signification et l'entité étudiée la vie.

Chimie et biochimie, physique et biophysique des végétaux

L'analyse chimique de la matière végétale montre qu'une plante est constituée pour partie de corps minéraux et pour partie de corps organiques. Ces derniers sont des molécules généralement de masse élevée et constituées principalement d'atomes de carbone, d'oxygène, d'hydrogène et d'azote.

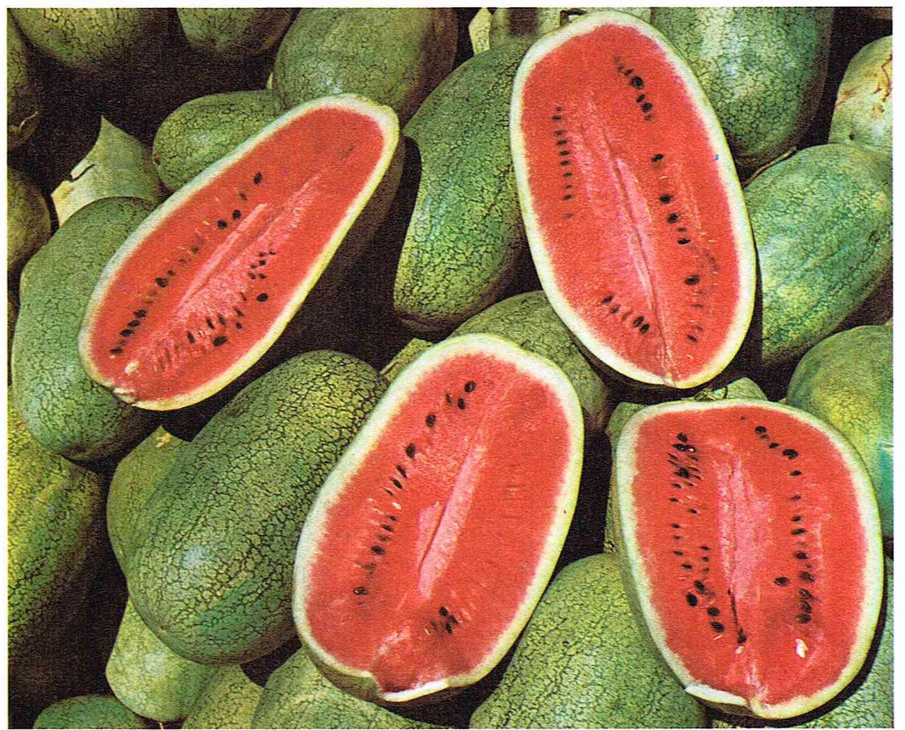
L'*eau* représente la part la plus importante de la masse végétale. Si l'on dessèche une feuille, un fruit ou un Champignon, on perd de 70 à 90 % du poids initial (appelé poids de matière fraîche). Si certains tissus, comme le bois, ou organes, comme le noyau d'un fruit ou la graine, sont moins riches en eau, tous en sont imbibés. L'eau est indispensable au maintien de la vie.

La matière végétale renferme des *sels minéraux :* chlorures, sulfates, phosphates et nitrates de sodium, de calcium, de potassium, de magnésium ou de fer. Ils sont en solution dans l'eau qui imbibe les cellules ou circule dans les tissus. Ils se présentent souvent sous une forme ionisée, et les ions métalliques peuvent neutraliser les groupements polaires des molécules organiques solubles ou celles des structures. Les sels minéraux forment parfois des masses cristallines qui se localisent dans les vacuoles ou sur les parois des cellules. Ils constituent un réservoir d'éléments pour la synthèse des substances organiques lorsque celles-ci possèdent dans leur molécule un ou plusieurs atomes métalliques (cas des chlorophylles, des cytochromes, etc.). Les sels minéraux jouent également un rôle dans l'équilibre osmotique des cellules et participent comme cofacteurs à de nombreuses réactions enzymatiques. Leur rôle est donc extrêmement varié, ce qui explique la diversité des manifestations des carences minérales.

Les *corps organiques* sont ainsi appelés car on les rencontre essentiellement dans la « matière organisée », c'est-à-dire chez les êtres vivants. Leur synthèse y est facilitée par la grande diversité des catalyseurs et elle est caractérisée par une grande finesse de régulation. Toutefois, notons que quelques corps organiques ont pu être formés hors de toute structure biologique, par les méthodes classiques de la chimie de synthèse. Les corps organiques sont globalement regroupés en trois familles : les *glucides,* les *lipides* et les *protides,* que nous avons étudiés précédemment. Notons l'importance des *nucléotides* (ATP, ADP, NADP, etc.) et des *acides nucléiques* (ARN et ADN), des *pigments* (chlorophylles, caroténoïdes, phytochrome, anthocyanes) et des *auxines, gibbérellines* et *cytokinines,* qui sont des *hormones végétales* et des *régulateurs de croissance.* Les acides nucléiques jouent chez les végétaux le même rôle que celui qu'on leur reconnaît chez tous les êtres vivants : établissement du code génétique et transcription de ce code, qui assure la différenciation cellulaire par la synthèse hautement contrôlée (activation, répression) des protéines actives, spécifiques d'un génome donné.

Toute cette chimie de la matière végétale est une partie de la chimie des êtres vivants (appelée la *biochimie*).

Les lois de la physique s'appliquent toutes aux êtres vivants, et aux végétaux en particulier. Pendant un certain temps on a cru que le monde animé possédait certaines lois physiques spéciales; cette croyance a pu intriguer les physiciens, mais rien, à l'heure actuelle, ne permet de penser que cela soit vrai. Cependant, dans la mesure où la vie n'est possible que dans des limites étroites des paramètres physiques, et du fait de la complexité des structures et des réactions se développant à une échelle de taille très réduite (μm, nm), on est contraint d'accorder une attention particulière à des domaines très spécialisés de la physique. Ce sont ces restrictions que l'on sous-entend quand on traite de *biophysique.*



E.P.S.

▲ ***L'eau représente une part importante de la matière fraîche végétale, particulièrement chez les fruits comme la pastèque.***

L'aspect incontestablement le plus original de la biophysique est l'*énergétique (bioénergétique).* Un système isolé est régi par le principe général qui veut qu'on observe une dégradation de sa structure et de ce fait une perte de capacité de réaliser un travail (augmentation d'*entropie*). Or, si le végétal vivant ne suit pas, à l'évidence, ce principe (il crée des structures en grandissant et augmente sa capacité de fournir du travail) c'est qu'il n'est pas un système clos. Il est ouvert, énergétiquement parlant, capable de fixer de l'énergie qu'il traite à son profit, par exemple, en la transformant en énergie chimique. La thermodynamique appliquée aux végétaux permet de prédire le sens et l'intensité des réactions du métabolisme avec toute la rigueur des mesures thermodynamiques classiques.

Un autre aspect physique extrêmement important pour la compréhension des fonctions végétales est la *diffusion* des gaz et des solutés. Les substances ne sont réactives qu'en solution, c'est-à-dire qu'elles peuvent se déplacer dans le système du solvant hydrique qui couvre toutes les parties. Les variations de température, de pression ou de concentration, affectant inévitablement les différents points de l'unité végétale, déterminent des gradients qui assurent la diffusion des substances réactives; cette diffusion est libre dans un système hydrique homogène, ou contrôlée par la traversée des membranes. Celles-ci, n'étant pratiquement jamais inertes, concourent à l'établissement d'un réseau complexe d'échanges ou de barrières qui constitue l'essentiel de la compartimentation métabolique.



Marka

▲ *Résultats d'une expérience facile à réaliser, montrant l'importance de la lumière sur la croissance d'une plante; la jeune plante de gauche qui a poussé à la lumière est vigoureuse avec des feuilles bien vertes; celle de droite qui a poussé à l'obscurité est étiolée, allongée et peu pigmentée.*

La matière végétale renferme une quantité très grande d'eau servant, en particulier, de solvant mobile aux molécules actives. Les réactions enzymatiques se déroulent dans un système aqueux où les problèmes physiques d'interfaces solide-liquide ou liquide-gaz sont soulevés à tout moment de la description d'une fonction métabolique. Les forces d'attraction entre solides, d'adsorption ou de polarisation de surface sont des problèmes qui se posent en permanence lorsqu'on étudie la vie d'une cellule ou d'une plante entière.

Les connaissances biophysiques comme celles de la biochimie constituent les bases indispensables à la compréhension des mécanismes par lesquels s'expriment les fonctions physiologiques. Mais la physiologie ne se borne pas à l'application chimique et physique, elle tente d'intégrer ces données dans le cadre plus complexe et donc d'appréhension moins aisée que réalise l'extraordinaire édifice structuré d'une cellule, d'un tissu, d'un organe ou d'une plante.

LES FONCTIONS D'ÉCHANGE

Une plante privée d'eau se fane, se dessèche et meurt rapidement. Pour survivre, elle a besoin d'en absorber. L'eau circule des sites d'absorption (les racines) vers les sites d'évaporation (les feuilles). Il y a donc échange permanent d'eau entre le sol et la plante, entre la plante et l'atmosphère et, enfin, entre les différents points du végétal.

Si l'on place une plante à l'obscurité (à la cave par exemple), elle s'étiole rapidement; sa croissance par augmentation de poids s'arrête, même si, au début, ses organes tendent à s'allonger. Si elle n'est pas pourvue de réserves importantes, elle meurt. Il y a donc échange d'énergie entre l'environnement, la lumière, et la plante.

On pourrait multiplier les expériences qui démontrent le passage d'un certain nombre d'éléments de l'extérieur vers l'intérieur des végétaux et *vice versa*. On peut observer également des échanges nombreux d'un organe à un autre, d'une cellule à une autre, ou d'un compartiment métabolique à un autre au sein même de la cellule. Les éléments qui pénètrent dans la plante sont l'eau et les sels minéraux (plus les substances organiques chez les Champignons), le gaz carbonique et l'énergie lumineuse dans le cas des plantes vertes. Les éléments qui quittent la plante sont l'eau, l'oxygène, le gaz carbonique et de la matière organique avec les organes caducs (feuilles, fleurs et fruits).

Les fonctions d'échange sont donc :

— les échanges d'eau : l'absorption, l'évaporation-transpiration et la circulation;

— la nutrition minérale : l'absorption des sels minéraux et leur transfert dans la plante;

— la fixation du gaz carbonique, l'utilisation de l'énergie lumineuse (la photosynthèse) et la répartition des substances synthétisées;

— le rejet du gaz carbonique (la respiration).

Absorption, évaporation et circulation de l'eau chez la plante

Expériences et observations courantes

Quelques expériences courantes permettent d'appréhender les principes qui régissent l'*équilibre hydrique* de la plante. Les expériences et observations qui vont être décrites seront numérotées; on pourra ainsi, dans l'exposé des mécanismes qui suivra, facilement s'y référer. Ajoutons que la connaissance précise des mécanismes nécessite des mesures et un appareillage impliquant un équipement de laboratoire; celui-ci ne sera évoqué qu'exceptionnellement et hors du cadre des observations suivantes qui ne constituent qu'une approche intuitive du problème.

Plaçons une plante entière dans un récipient, les racines plongeant dans l'eau. La plante se fane tout d'abord, puis reprend son port normal (1). Elle se développera cependant moins bien qu'une plante laissée en terre aérée et irriguée (2). Si on ajoute dans le récipient qui contient l'eau une grande quantité de sel, la plante se fane; bien qu'on n'ait en rien diminué la quantité d'eau, on l'a rendue moins disponible pour la plante (3).

Au lieu de mettre une plante entière, plaçons un rameau ou un bouquet dans un vase. Les branches, si elles étaient fanées, se redressent vite (4) et reprennent un port normal pendant quelque temps; au bout de quelques jours, elles se fanent inévitablement, et de façon irréversible cette fois (5). Cependant, en recoupant la base des rameaux, on recule le moment où le bouquet est définitivement fané (6).

Si on repique en pleine terre des jeunes plants (salade ou tomate par exemple), ceux-ci auront le lendemain un aspect peu réjouissant laissant craindre le dessèchement complet et la mort, et cela même avec un arrosage abondant au moment du repiquage. Mais si on arrose régulièrement, la reprise aura lieu, peu à peu; les plants reprendront vie et croissance (7).

Après une longue sécheresse et lorsque aucun arrosage n'a été pratiqué, les plantes d'un jardin n'ont pas toutes souffert de la sécheresse de la même façon. Par exemple, si le fusain et les buis sont restés bien verts, si les plantes grasses et de rocaille semblent encore en bonne santé, les lilas et les géraniums ont les feuilles fanées et le gazon, sec, jauni, semble mort (8). Lorsqu'on arrose, les feuilles des lilas et des géraniums se redressent vite, alors que le gazon reprend beaucoup plus lentement (9).

Si l'on place sur un grand papier, côte à côte et à l'air libre, les organes suivants : des feuilles, des morceaux de fruits, des rondelles de tubercule, le dessèchement de tous ces organes a lieu à des vitesses et des degrés différents; les feuilles deviendront totalement sèches et cassantes, alors que les morceaux de fruits ou de tubercules resteront souples et encore humides (10); en plaçant tous ces organes dans l'eau, seuls ces derniers se réhydrateront totalement (11).



C. Bevilacqua

▶ *Au moment du repiquage, une plante doit être arrosée régulièrement afin de rétablir son équilibre hydrique (ici un jeune plant de chou).*

Enfin, si l'on place des groseilles dans l'eau maintenue froide, elles ne se gonfleront pas. Si l'eau est un peu moins froide, elles prennent une allure nettement turgescente; en chauffant un peu plus, on n'augmenterait pas cette turgescence (12). Il faut chauffer nettement plus (jusqu'à une température de 50 °C à 70 °C) pour que les groseilles éclatent et libèrent leur jus (13).

Le potentiel hydrique et ses composants

Dans un système hétérogène (le sol, la plante, mais aussi une chute d'eau ou une pompe), l'eau n'est pas libre de se déplacer n'importe comment. Elle est liée à un certain nombre de contraintes : absorption et imbibition des substances colloïdales, liaisons avec les molécules en solution, pression exercée à sa surface, force gravitationnelle, etc. Le *potentiel hydrique* mesure cette liberté ou plutôt cette absence de liberté. Ainsi, dans l'expérience 10, on dira que le potentiel hydrique est différent dans une feuille et dans un fruit. Dans la feuille (peu riche en sucres solubles et en matières pectiques colloïdales) l'eau est plus libre de s'évaporer, alors que dans le fruit elle est retenue par imbibition et par les sucres en solution; elle s'évapore donc plus difficilement dans ce dernier.

Le potentiel hydrique est exprimé en unités de pression (1 bar = 0,987 atmosphère = 10^6 dynes/cm^2) : on peut imaginer que c'est la pression nécessaire pour libérer totalement l'eau d'un système hydraté. Par convention, à la pression atmosphérique l'eau pure a un potentiel hydrique égal à 0 et toutes les causes de contraintes donnent à ce potentiel des valeurs négatives. *L'eau se déplacera toujours des potentiels les plus élevés vers les potentiels les plus bas.* Par exemple, dans l'expérience 11, la réhydratation des tissus riches en sucres et en matières pectiques se fera plus vite que celle des tissus où l'eau est faiblement liée.

Les composants du potentiel hydrique sont les causes de contrainte de l'eau. Plus il y a de substances en solution dans l'eau, moins celle-ci est libre de se déplacer, de s'évaporer ou de traverser une membrane. Si deux compartiments sont séparés par une membrane qui ne laisse passer que les molécules d'eau et si les concentrations de part et d'autre de cette membrane sont différentes (ce qui est réalisé dans les appareils appelés *osmomètres*), les molécules d'eau iront du compartiment le moins concentré vers le compartiment le plus concentré. C'est cette situation qu'on a réalisée dans l'expérience 3. Cette sorte d'immobilisation de l'eau par un soluté est la composante osmotique, ou *potentiel osmotique*. Il peut être mesuré par un osmomètre qui, grâce à un manomètre, indique en unités de pression la force d'attraction d'une solution à mesurer vis-à-vis du solvant pur.

L'eau pure a un potentiel osmotique nul; une solution décimolaire de sel (chlorure de sodium NaCl) a un potentiel osmotique de — 4,8 bars; à la même concentration molaire, une solution de sucre (saccharose $C_{12}H_{22}O_{11}$) a un potentiel osmotique de — 2,4 bars. Ce potentiel est donc fonction de la taille des molécules en solution. Une concentration en sucre dix fois supérieure à la solution précédente a un potentiel osmotique de — 24,2 bars, soit dix fois plus faible. Pour un soluté, le potentiel osmotique (toutes les conditions étant égales par ailleurs) est donc directement proportionnel à sa concentration molaire.

Les potentiels osmotiques des organes ou des tissus végétaux sont très variables, comme le sont la nature et la concentration des corps qui s'y trouvent en solution. Les feuilles des plantes aquatiques d'eau douce (les nénuphars par exemple) ont un potentiel osmotique plus élevé (de — 1 à — 8 bars) que les plantes aquatiques qui vivent dans les eaux saumâtres, plantes halophytes aux tissus riches en sels (de — 100 à — 200 bars et parfois moins encore); une feuille de peuplier, de chêne ou d'érable a un potentiel osmotique d'environ — 20 bars; celui des herbes est situé entre — 10 et — 15 bars.

L'observation 8 montre que la déshydratation des plantes ne se fait pas à la même vitesse. Si les différences des potentiels osmotiques sont une des causes de cette diversité de réactions vis-à-vis de la sécheresse, elles ne sont pas la seule (les structures d'évaporation jouent aussi un rôle important). Plus le potentiel osmotique est

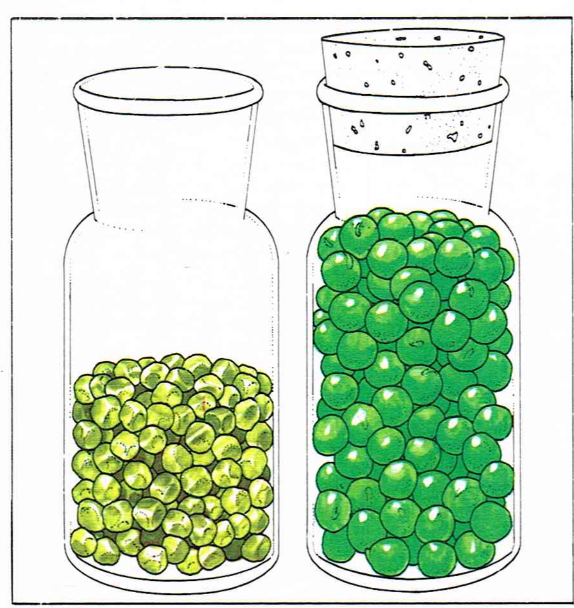


Archives B



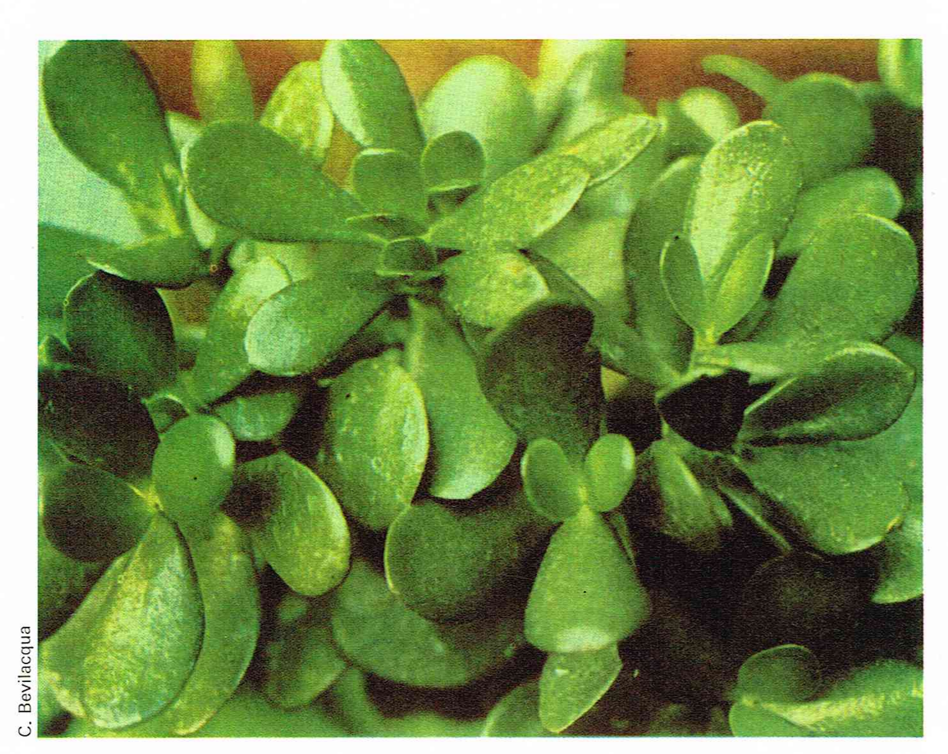
F. Peuriot - Pitch

▲ ***Les feuilles des plantes aquatiques d'eau douce (ici en haut, des* Victoria regia*) ont un potentiel osmotique plus élevé que celles des plantes d'eau saumâtre (en bas, une salicorne,* Salicornia*), dont les tissus sont riches en sels.***



I.G.D.A.

◀ ***L'imbibition des graines sèches s'accompagne d'une augmentation de volume; ici deux bocaux contenant le même nombre de graines de pois: celles de gauche sont sèches et celles de droite sont humides.***



C. Bevilacqua

▲ *Grâce à leur richesse en matières colloïdales qui fixent l'eau de leurs tissus, donc à leur faible potentiel matriciel, les plantes crassulescentes résistent bien à la déshydratation.*

▼ *A gauche, coupe transversale d'une aiguille de pin* (Pinus sp.) *passant au niveau d'un stomate, site de la plupart des échanges gazeux, notamment du passage de la vapeur d'eau. A droite, exemple de ramification de l'appareil radiculaire d'un plant adulte d'avoine* (Avena sativa) *; le côté de chacun des carrés correspond à 30,4 cm.*

bas (en valeurs algébriques), plus l'eau reste liée aux tissus.

L'eau est également fixée par toutes sortes de forces de surface qu'on peut réunir sous les termes de *forces d'hydratation*, ou d'*imbibition*. Ces forces se manifestent principalement au niveau des masses colloïdales, l'état colloïdal étant extrêmement répandu dans les tissus végétaux (sous la forme de matières pectiques et de masses protéiques). Cette liaison de l'eau avec les structures hydrophiles constitue la composante matricielle, ou *potentiel matriciel*. Chacun sait combien un colloïde sec est avide d'eau : par exemple, une colle à l'eau s'hydrate facilement. Certains colloïdes servent de dessé-chant. Leur potentiel matriciel est extrêmement bas (— 3 000 bars). C'est par leur richesse en matières colloïdales, donc par leur faible potentiel matriciel, que les plantes dites grasses résistent à la déshydratation. Pour un morceau de fruit, le potentiel osmotique bas (dû à la richesse en sucres) et le potentiel matriciel également très bas (dû à la richesse en matières pectiques) se conjuguent pour rendre sa déshydratation laborieuse et sa réhydratation facile (expériences 10 et 11).

En exerçant une pression sur le compartiment le plus concentré d'un appareil du type osmomètre, on limite la liberté de l'eau d'y pénétrer : c'est la composante de pression, ou *potentiel de pression* (potentiel pascalien). Dans l'expérience 12, la pénétration de l'eau dans la baie de groseille n'est pas seulement fonction de la vitesse de diffusion de l'eau en relation avec la température, elle est limitée par la résistance de l'enveloppe qui oppose une contre-pression à l'appel osmotique. Les deux pressions s'équilibrent pour établir l'état de turgescence, l'inverse étant l'état de plasmolyse qui est réalisé lorsque le potentiel de pression est rendu nul par le départ de l'eau de l'enceinte. Le potentiel de pression est parfois appelé *pression de turgescence*.

Chaque cellule végétale réalise ce système clos par un entourage rigide (les parois pecto-cellulosiques et les cellules adjacentes). Ainsi se trouvent limités l'expansion et le gonflement dus à l'appel osmotique et matriciel, et par là même le pouvoir d'absorption de la cellule.

Si les potentiels osmotiques et matriciels sont mesurables (il existe des appareils de type osmomètre qui peuvent mesurer la somme des deux), le potentiel de pression est plus difficile à estimer directement. On peut l'évaluer par une différence : en effet, le potentiel hydrique d'un tissu étant la somme de ses composantes (potentiel osmotique + potentiel matriciel + potentiel de pression), et sachant qu'on peut mesurer le potentiel hydrique (méthode d'équilibre avec des solutions synthétiques dont on connaît très précisément et la nature des solutés et leur molarité), on calcule le potentiel de pression par une différence : [potentiel hydrique — (potentiel osmotique + potentiel matriciel)].

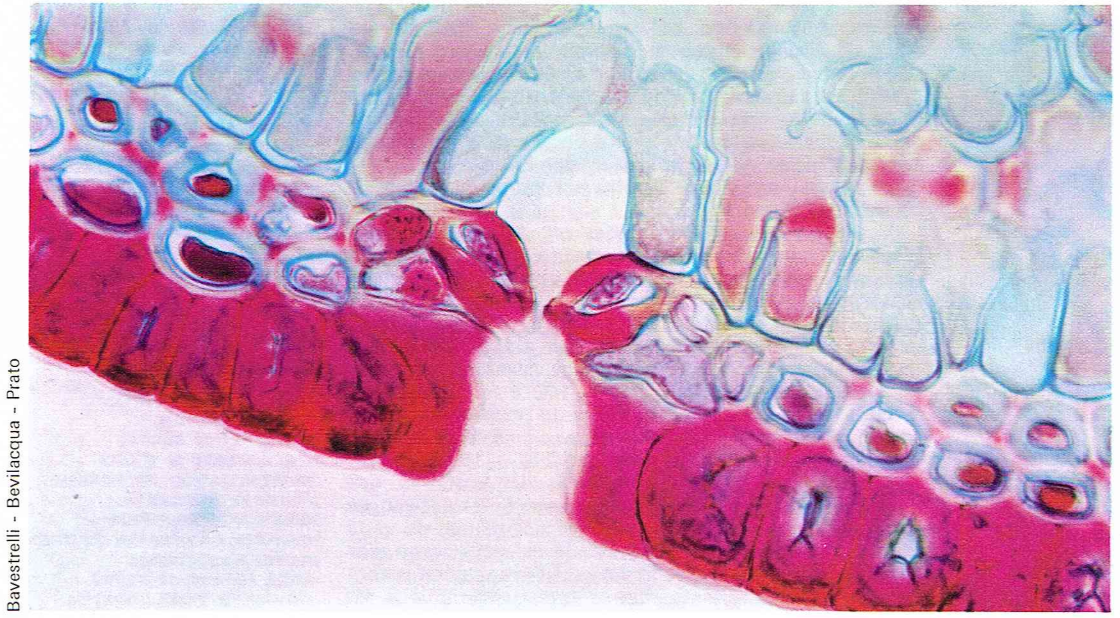
Ce potentiel de pression est fonction de la rigidité des parois, qui peuvent être plus ou moins épaisses, et de la compacité des tissus. Un parenchyme spongieux ou une cellule isolée possèdent une liberté de gonflement plus grande qu'un tissu dense ou une cellule prisonnière dans des tissus rigides.

Étant donné le principe capital qui veut que l'eau se déplacera toujours vers les zones à potentiels hydriques les plus bas, son passage d'un tissu à un autre ou d'une cellule dans une autre sera d'autant plus facile et rapide que les composantes seront plus basses. C'est pourquoi la différence de potentiel hydrique entre deux tissus ou deux cellules est parfois appelée *« déficit de pression de diffusion »*. C'est cette valeur qui contrôle l'absorption de l'eau par la plante et son déplacement au sein des tissus.

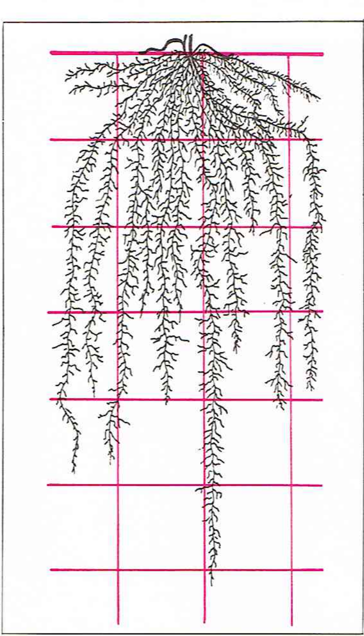
Les sites d'absorption de l'eau

Dans une Algue filamenteuse ou une cellule isolée, l'eau peut pénétrer en n'importe quel point de l'organisme ; il n'y a pas de structure spécialisée pour cette fonction.

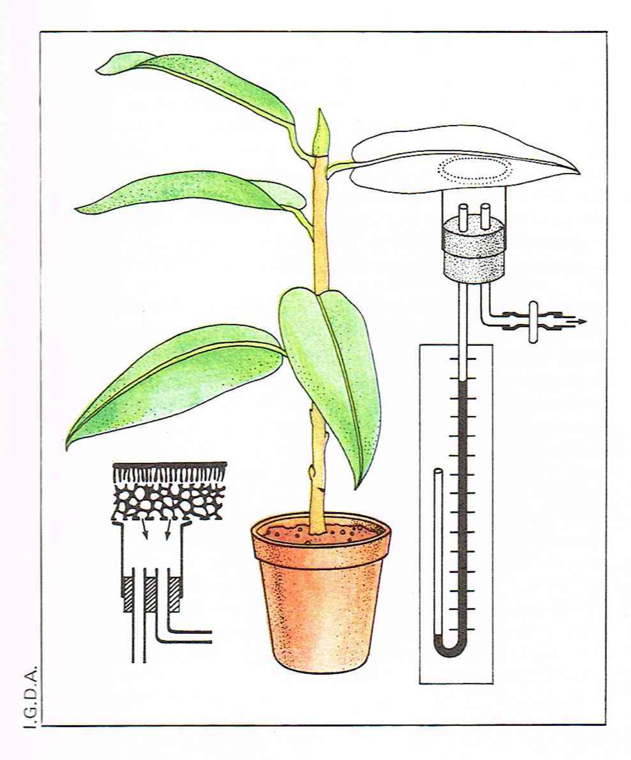
Si on réhumecte une poignée de Mousse desséchée, elle se réhydrate facilement. Lorsqu'elle est en place,



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



I.G.D.A.



◄ ***Représentation schématique d'une expérience de mesure du degré d'ouverture des stomates d'une feuille à l'aide d'un poromètre. Sur le schéma, en bas, à gauche, les flèches indiquent la direction du courant d'air.***

son alimentation hydrique est assurée par les multiples poils longs et très fins (les rhizoïdes) qui plongent dans le substrat.

Chez les plantes supérieures, les racines sont les organes privilégiés de l'absorption de l'eau et, plus généralement, de toutes les substances puisées dans le sol. L'absorption par les feuilles ou les fruits n'est pas nulle (absorption des antiparasites) mais ne peut assurer que très exceptionnellement l'équilibre hydrique normal et total de la plante. L'absorption au niveau des racines se fait par l'extrémité des plus fines radicelles. Celles-ci sont terminées par une coiffe précédée d'une zone méristématique et d'une zone d'allongement. A quelques millimètres de la pointe, se développe une zone pileuse qui est considérée généralement comme la zone d'absorption. Les poils qui la recouvrent sont dits absorbants; ils sont formés chacun d'une seule cellule allongée. La zone recouverte de poils absorbants, courte, n'a pas plus de quelques millimètres (1 cm au maximum) ; toutefois, étant donné l'extrême ramification du système radicellaire, cela représente un volume considérable. Cette zone du sol exploitée par le système absorbant des racines ne cesse de se déplacer, l'exploration étant due à la croissance racinaire apicale. Dans l'expérience de repiquage 7, si la reprise est lente, c'est parce que les radicelles des plants ont été détériorées lors de la transplantation. On conseille de couper l'extrémité des racines avant de repiquer pour supprimer les multiples déchirures et pour favoriser, par une taille franche, à la fois le pompage direct de l'eau du sol (même principe que dans l'expérience 6) et la cicatrisation qui s'accompagne de la formation d'un chevelu radicellaire abondant, indispensable à la reprise véritable et définitive.

Le *flux d'eau* qui passe du sol à l'intérieur des racines est fonction de la *différence de potentiel hydrique* entre ces deux compartiments. Les cellules absorbantes des racines ont un potentiel hydrique compris entre — 0,5 bar et — 15 bars. Ces valeurs sont tributaires du métabolisme cellulaire; une bonne oxygénation a pour effet de maintenir le potentiel hydrique à des valeurs basses, en même temps qu'elle favorise la perméabilité des membranes. Certains sols très humides peuvent provoquer l'asphyxie des racines et ainsi, paradoxalement, abaisser l'absorption; c'est ce qui se passe dans le cas extrême décrit à l'observation 2, lorsqu'on maintient les plantes dans un récipient contenant de l'eau non aérée.

Le potentiel hydrique d'un sol possède les composantes qui ont été déjà énoncées; elles sont liées à sa composition saline et colloïdale. Mais deux composantes nouvelles y prennent une importance toute particulière : la *composante capillaire* et la *composante gravitationnelle.* La première est, en fait, une variante de la composante matricielle puisqu'elle fait intervenir la structure capillaire du sol, c'est-à-dire les forces de cohésion de l'eau dans un système formé de canalicules de très faible diamètre. La deuxième fait intervenir la force de gravitation qui s'applique à la masse d'eau, provoquant l'infiltration jusqu'aux couches profondes. On distingue dans le sol : l'eau d'infiltration, l'eau retenue par les corps hydrophiles et l'eau disponible pour la plante. Dans un sable, l'eau d'irrigation a tendance à s'infiltrer rapidement (composante gravitationnelle dominante), alors que, dans une argile, l'eau est fortement retenue par la composante matricielle ou perdue par le ruissellement de surface.

Une même teneur en eau d'un sol peut être suffisante ou insuffisante pour une même plante; tout dépend de la composition minérale, organique et colloïdale de ce sol, ou de sa structure. La teneur en eau d'un sol ne fournit donc qu'une indication imparfaite sur son aptitude à satisfaire les besoins hydriques des plantes qui y poussent. C'est pourquoi on préfère parler du « *point de fanaison permanente* », qui représente la teneur en eau d'un sol, valeur limite en deçà de laquelle la plante flétrit irréversiblement. Cette valeur peut être égale ou supérieure à 20 % pour un terrain argileux. Dans ce dernier cas, cela signifie que sur certains sols les plantes manifestent des signes de carence hydrique grave, même en présence d'une teneur en eau assez élevée.

Les sites d'évaporation de l'eau

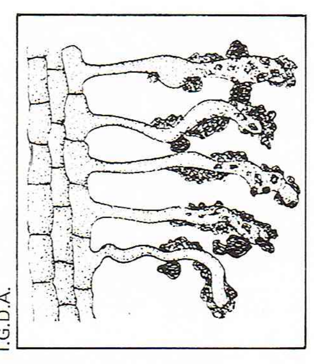
Les deux bornes de la circulation de l'eau dans la plante sont le système radicellaire (entrée) et l'*épiderme foliaire* (sortie).

L'épiderme foliaire est constitué d'une assise cellulaire enduite à l'extérieur d'une couche imperméable, la *cuticule,* formée de cutine et souvent de cires, substances lipidiques. Suivant les espèces, l'âge des feuilles ou les réactions d'adaptation aux conditions ambiantes, la surface épidermique est tantôt lisse et plane, tantôt vallonnée ou gaufrée; elle peut être creusée de cryptes ou de sillons. Pour les mêmes causes, elle possède souvent des poils dont l'abondance, la forme et la taille présentent de larges variations. L'épiderme, décrit jusqu'ici comme un revêtement protecteur et imperméable (cuticule et poils), possède des ouvertures : les stomates.

Un *stomate* est constitué par deux cellules stomatiques de forme très différente des cellules voisines. Ces deux cellules sont séparées par un espace, l'*ostiole,* qui varie de taille au cours de la journée. Sous l'ostiole, dans l'épaisseur de la feuille, une grande lacune constitue la *chambre sous-stomatique*. La forme des cellules stomatiques, la densité des stomates par unité de surface, leur localisation (sur l'épiderme supérieur, inférieur ou sur les deux, au fond de cryptes ou de sillons, ou encore dispersés au hasard sur la surface) sont des données extrêmement variables qui constituent des caractères peu modulables de l'espèce ou du génome; la polyploïdie, par exemple, peut les modifier. C'est par ces ouvertures que se font 90 à 95 % des échanges gazeux de la plante, en particulier, le passage de la vapeur d'eau.

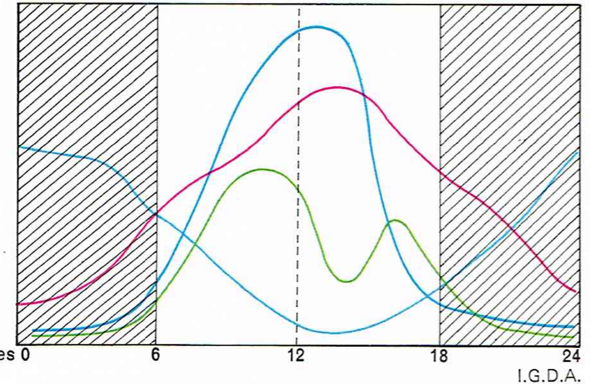
L'intensité de l'*évapo-transpiration* est le poids d'eau évaporé par unité de surface et par unité de temps. Cette valeur tient compte pour partie de la différence de potentiel hydrique entre l'air et les tissus foliaires, mais aussi de la structure des épidermes (observation 8). Si une feuille de lilas peut évaporer 4 à 5 g d'eau par dm^2 et par heure et une feuille de géranium 1 à 2 g, une feuille de buis ou de fusain, rapportée à la même surface foliaire et dans le même laps de temps, n'en évapore que 0,2 g. Ces variations interspécifiques sont dues aux différences de densité et de localisation des stomates sur l'épiderme. Mais ces différences doivent être évaluées lorsque toutes les conditions sont maintenues égales. En effet, pour une même espèce et pour une même feuille, on observe des variations considérables de l'intensité d'évapo-transpiration en fonction des conditions de l'environnement, conditions dont les variations parfois rapides entraînent une réponse quasi instantanée. Cela est dû à l'extraordinaire sensibilité réflexe des cellules stomatiques qui, en se gonflant, provoquent l'ouverture de l'ostiole, et inversement.

La fermeture de l'ostiole peut être due à trois causes, dont chacune est suffisante pour provoquer le phénomène : l'obscurité, la sécheresse, ou une teneur élevée



▲ ***Les poils absorbants des racines sont constitués par une unique cellule allongée à laquelle adhèrent les particules de terre, permettant ainsi l'absorption de l'eau et des sels minéraux.***

▶ *Courbes des variations, au cours de la journée, de la transpiration foliaire (en bleu), du degré d'ouverture des stomates (en vert), de la température de l'air (en rouge) et de l'humidité relative de l'air (en bleu clair).*



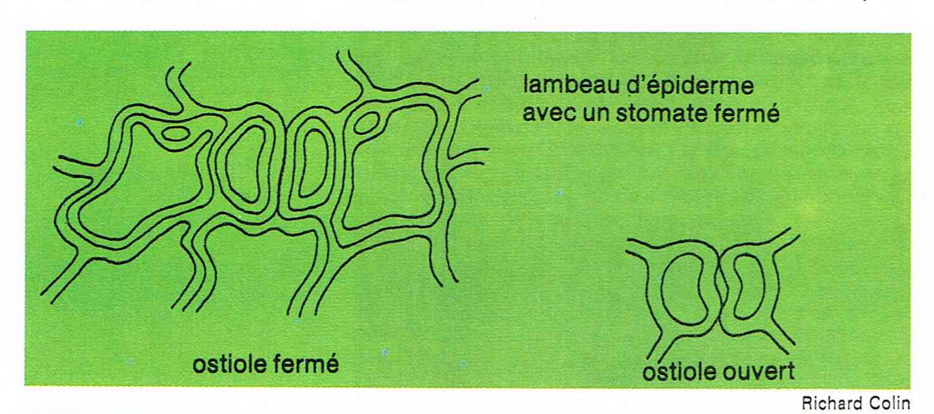
en CO_2. L'ouverture est déterminée par les conditions inverses. D'autres causes peuvent être évoquées, mais elles sont secondaires et n'agissent qu'indirectement : un traumatisme (coupure, blessure ou agitation brutale), un vent puissant ou une température élevée induisent également la fermeture des ostioles.

Le mécanisme de fermeture ou d'ouverture des stomates fait intervenir les propriétés structurales et métaboliques des cellules stomatiques.

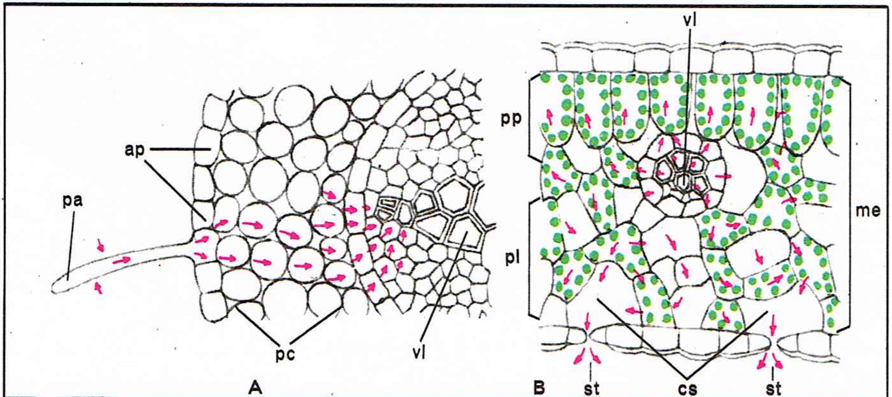
— *Propriétés structurales :* les cellules stomatiques possèdent une paroi plus épaisse sur la face qui borde l'ostiole que sur la face opposée. Si, pour une raison ou pour une autre, elles absorbent de l'eau et donc se gonflent, la déformation affecte principalement la face opposée à l'ostiole (comme un tuyau de caoutchouc qui, par suite d'amincissement accidentel d'une partie de sa surface, forme une hernie quand on le gonfle). Les deux faces à parois épaisses qui sont en contact s'écartent l'une de l'autre, ce qui provoque l'ouverture de l'ostiole. La fermeture et l'ouverture sont donc fonction de l'état de turgescence des cellules stomatiques.

— *Propriétés métaboliques :* conformément à tout ce qui a été dit concernant les mouvements de l'eau d'un compartiment dans un autre, l'entrée d'eau qui provoque le gonflement des cellules stomatiques est due à une diminution du potentiel hydrique de ces dernières. Plus généralement, les variations de volume de ces cellules sont liées à une augmentation de la différence de potentiel hydrique entre leur contenu et celui des cellules environnantes. Un air sec entraîne la déshydratation des tissus foliaires, ce qui provoque le départ d'eau des cellules stomatiques, la fermeture des ostioles, et réduit l'évaporation. La régulation est donc protectrice. Les mécanismes sont moins évidents en ce qui concerne les effets de la concentration en gaz carbonique et de la lumière. Cependant, les explications, à l'heure actuelle encore controversées, se fondent toutes sur l'effet des variations de pH (acidité ou basicité) du contenu cellulaire qui orientent le métabolisme vers la synthèse ou l'hydrolyse de glucides, modifiant ainsi la composante osmotique du potentiel hydrique.

▼ *En haut, représentation d'un stomate ouvert et d'un stomate fermé. En bas, schéma du parcours de l'eau dans une racine, depuis la zone pilifère jusqu'aux vaisseaux (A), et dans une feuille (B) : ap, assise pilifère; pa, poil absorbant; pc, parenchyme cortical; vl, vaisseaux ligneux; cs, chambre sous-stomatique; me, mésophylle; pl, parenchyme lacuneux; pp, parenchyme palissadique; st, stomate.*



Richard Colin



I.G.D.A.

La circulation de l'eau des lieux d'absorption aux lieux d'évaporation

On estime qu'en moyenne la différence de potentiel hydrique est de l'ordre de — 1,5 bar entre le sol et le parenchyme cortical des racines, de — 15 bars entre les racines et les feuilles, et de — 900 bars entre le parenchyme foliaire et l'air. Cette série de différences montre qu'un flux de molécules d'eau peut s'établir dans la plante.

On peut diviser le trajet de l'eau en trois parties selon l'orientation du courant : trajet horizontal depuis les poils absorbants jusqu'au centre des racines, où se trouvent les tissus conducteurs; trajet vertical dans les tissus conducteurs spécialisés; trajet multidirectionnel de diffusion dans les tissus et, en fin de parcours, dans les feuilles où la vapeur d'eau se concentre dans les chambres sous-stomatiques.

Les voies de transit de l'eau dans les parenchymes des racines ou des feuilles peuvent être de trois sortes : passage de vacuole à vacuole par le jeu des phénomènes osmotiques; transfert de l'eau qui imbibe les colloïdes cytoplasmiques et passage de cellule à cellule grâce aux travées cytoplasmiques reliant les cellules au niveau des plasmodesmes (perforations des parois pecto-cellulosiques) ; transfert de l'eau d'imbibition des colloïdes extracellulaires contenus dans les lacunes ou les méats. Cette dernière voie, qui n'implique aucune traversée de membrane, est celle de l'*espace libre* des tissus. On appelle espace libre le volume partiel d'un tissu qui peut échanger les molécules avec une solution qui l'entoure par une simple diffusion.

Ces trois voies peuvent se réaliser dans le trajet horizontal du cortex des racines. Cependant, lorsque l'eau doit pénétrer dans le cylindre central où se trouvent les tissus conducteurs, une barrière constituée par le *cadre de Caspari* interdit le transit par les espaces libres. Ce cadre est une imprégnation ligneuse qui affecte les parois radiales des cellules de l'endoderme (assise cellulaire limitant le cylindre central). L'eau, ne pouvant traverser ce cadre par imbibition, est donc contrainte de pénétrer dans les cellules par les parois tangentielles.

Une fois dans le cylindre central, la circulation est canalisée par les *vaisseaux ligneux du xylème.* Il s'agit de cellules très longues, situées bout à bout, et dont les parois longitudinales sont imprégnées d'ornementations de lignine (les vaisseaux sont dits annelés, spiralés, réticulés, etc.). Les parois transversales sont souvent absentes, de telle sorte que l'ensemble du tissu est comparable à un faisceau de tuyaux capillaires. Dans le bois on retrouve aussi cette structure, associée à des parenchymes ligneux qui assurent la rigidité et la résistance de ce matériel.

Les forces motrices de l'ascension de l'eau et des corps en solution sont essentiellement constituées par le *gradient de potentiel hydrique* entre le sol et l'air (en passant par la plante) : cette pénétration de l'eau dans la racine cause la poussée radiculaire et l'évaporation de l'eau au niveau des feuilles cause une aspiration ascendante. La force de cohésion de la colonne d'eau ainsi que les forces capillaires dans les vaisseaux et dans les canalicules méatiques qui sillonnent les parenchymes forment un moteur supplémentaire de la circulation de cette sève qui vient du sol, ou « sève brute ».

Absorption et circulation des sels minéraux dans les plantes : nutrition minérale

Un terrain normalement irrigué et exploité, c'est-à-dire sur lequel on fait pousser des plantes que l'on récolte ensuite, est un terrain qui s'épuise si l'on n'y maintient

pas, par un apport d'engrais ou d'amendements de toutes sortes, une composition satisfaisante pour la croissance des plantes. En effet, l'eau qui ruisselle à la surface ou qui traverse le sol en le lessivant se charge de substances solubles; ces substances sont perdues pour l'aire considérée. En outre, en récoltant les plantes chargées de substances puisées dans ce sol et en les exploitant hors des limites du champ, on épuise celui-ci. Les engrais purement organiques ne suffisent généralement pas, et il faut y joindre des sels minéraux : nitrates, phosphates, sulfates, etc.

Si l'on essaie de cultiver une plante sur de l'eau pure, on peut satisfaire au bilan hydrique, mais rapidement la plante présente des signes de *carence*. L'addition de sels minéraux en justes proportions rétablit la santé de la plante par la *levée de la carence*.

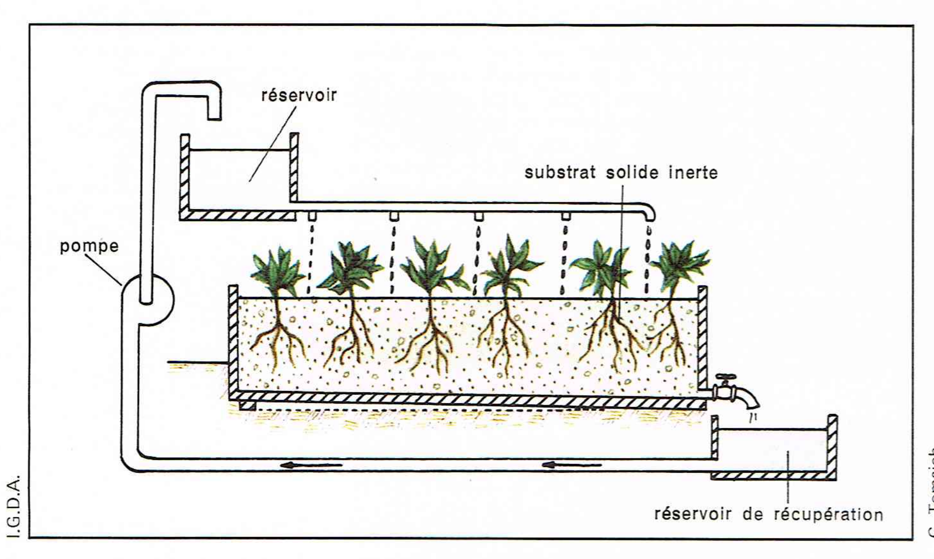
La recherche des éléments nécessaires

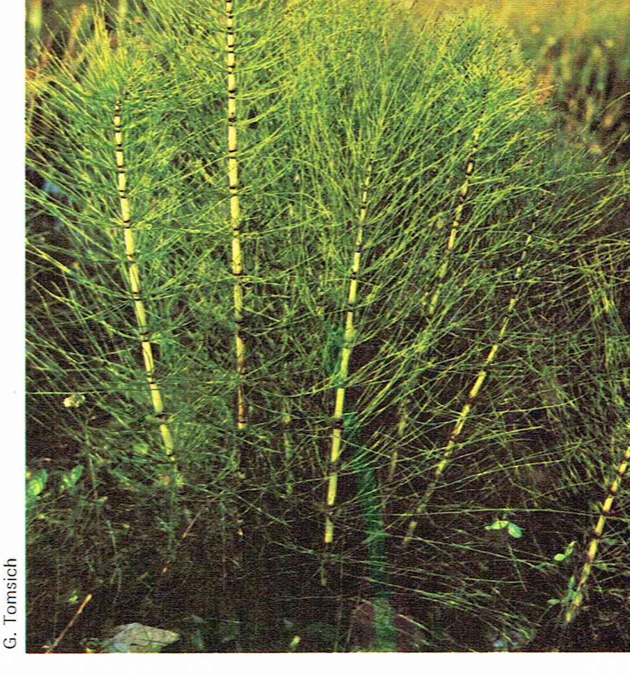
Quand on calcine un végétal, on perd le carbone, l'hydrogène et l'oxygène qu'il contenait (perte sous forme de CO_2 et de vapeur d'eau). Les cendres qui restent renferment des éléments métalliques ou les métalloïdes : leur analyse donne une idée de l'alimentation minérale dont a besoin la plante. On peut aussi se rendre compte que les plantes ont une composition en éléments très différente de celle du sol sur lequel elles ont poussé. Les éléments principaux du sol sont l'oxygène, le silicium et l'aluminium. Si l'on met à part l'oxygène perdu lors de la calcination, on constate qu'en plus de cet élément c'est l'azote, le potassium, le magnésium et le phosphore qui constituent les éléments les plus abondants dans les cendres. L'aluminium et le silicium, en si grandes quantités dans le sol, ne se retrouvent qu'à



R. Bourdu

◀ Pour assurer leur croissance, les plantes ont besoin d'absorber de l'eau et des sels minéraux en quantité suffisante; dans le cas de cet arbre qui pousse dans de mauvaises conditions (sur un rocher), le système racinaire très développé assure l'ancrage et la recherche des éléments nutritifs et de l'eau, loin dans le sol.





▲ *A gauche, un exemple de technique utilisée pour la culture sans sol dite* culture hydroponique. *Cette méthode culturale mise au point pour l'étude des éléments minéraux nécessaires aux plantes est maintenant utilisée en vue d'une production commercialisable. A droite, des frondes de prêles* (Equisetum maximum), *plantes particulièrement riches en* silicium, *contrairement à la plupart des végétaux qui contiennent de faibles quantités de cet élément.*

de très faibles doses dans les plantes. On doit signaler des exceptions en ce qui concerne le silicium : chez certaines Algues d'eau douce, chez les Équisétacées (les prêles), les Graminées et les Cypéracées, il peut représenter une part importante des cendres; mais ce ne sont là que des cas exceptionnels de végétaux vivant dans des eaux ou sur des terrains souvent riches en silice.

Une première constatation s'impose donc : les plantes sélectionnent les sels minéraux nutritifs. Cette sélection porte non seulement sur les proportions des différents éléments, mais aussi sur leur présence même : sur les quelque 92 éléments naturels connus, la plante n'en renferme que 60.

L'analyse des tissus secs ou des cendres permet également de constater que les éléments se répartissent suivant leurs quantités en deux groupes : les *macro-éléments* (de 1 000 à 15 000 ppm des tissus secs) et les *oligo-éléments,* ou *micro-éléments* (de 0,1 à 100 ppm des tissus secs). Dans la première catégorie on trouve, par ordre d'importance, dans les cendres : l'azote, le potassium, le calcium, le magnésium, le phosphore et le soufre (l'hydrogène, le carbone et l'oxygène, de loin les plus importants, étant perdus par déshydratation ou calcination). Pour les oligo-éléments, et toujours par ordre d'importance, on trouve le chlore, le bore, le fer, le manganèse, le zinc, le cuivre et le molybdène. Il ne faut pas confondre cette importance quantitative des éléments avec leur importance qualitative, c'est-à-dire le rôle de chacun des éléments cités. Mais l'analyse des cendres ne peut donner que le type d'information quantitatif. Elle ne permet donc ni une juste connaissance des rôles réels respectifs des différents éléments, ni de déterminer sous quelles formes ils se trouvent dans la plante et sous quelles formes ils sont absorbés.

Le complément d'information ne peut être donné que par l'expérience avec des plantes vivantes : il s'agit de faire pousser des plantes sur une solution nutritive, réalisée par la mise en solution d'un certain nombre de sels minéraux aussi purs que possible et dans des proportions rigoureusement mesurées. Ce type de culture, qui sert à la recherche des éléments minéraux nécessaires, est aussi réalisé actuellement en vue d'une production commercialisable; c'est ce que l'on appelle la *culture hydroponique,* ou *culture sans sol.* Le substrat est souvent du sable lavé ou du gravier plus ou moins fin ne renfermant aucun élément soluble. Lorsque le dispositif de la culture hydroponique est réalisé, on décèle la juste composition du milieu nutritif en faisant varier les quantités de sels mis en solution et leur nature. Étant donné l'extraordinaire sensibilité de la plante aux oligo-éléments, on comprend qu'il soit nécessaire de s'entourer de nombreuses précautions pour que les résultats expérimentaux reflètent bien les variations connues et contrôlées du milieu nutritif : pureté de l'eau, pureté des sels introduits, inertie des récipients vis-à-vis de la solubilisation dans l'eau...

Les résultats de ces laborieuses recherches fournissent une gamme de solutions nutritives propres à la croissance et au développement de chaque plante. Il existe maintenant une longue liste de solutions éprouvées. En fait, celles-ci ne sont que des variantes autour de trois ou quatre types : pour les plantes calcifuges, pour les plantes des terrains acides, pour les plantes à croissance rapide, etc. On étudiera à part les types de solutions qui renferment obligatoirement des corps organiques et qui ne sont adaptées qu'aux plantes hétérotrophes.

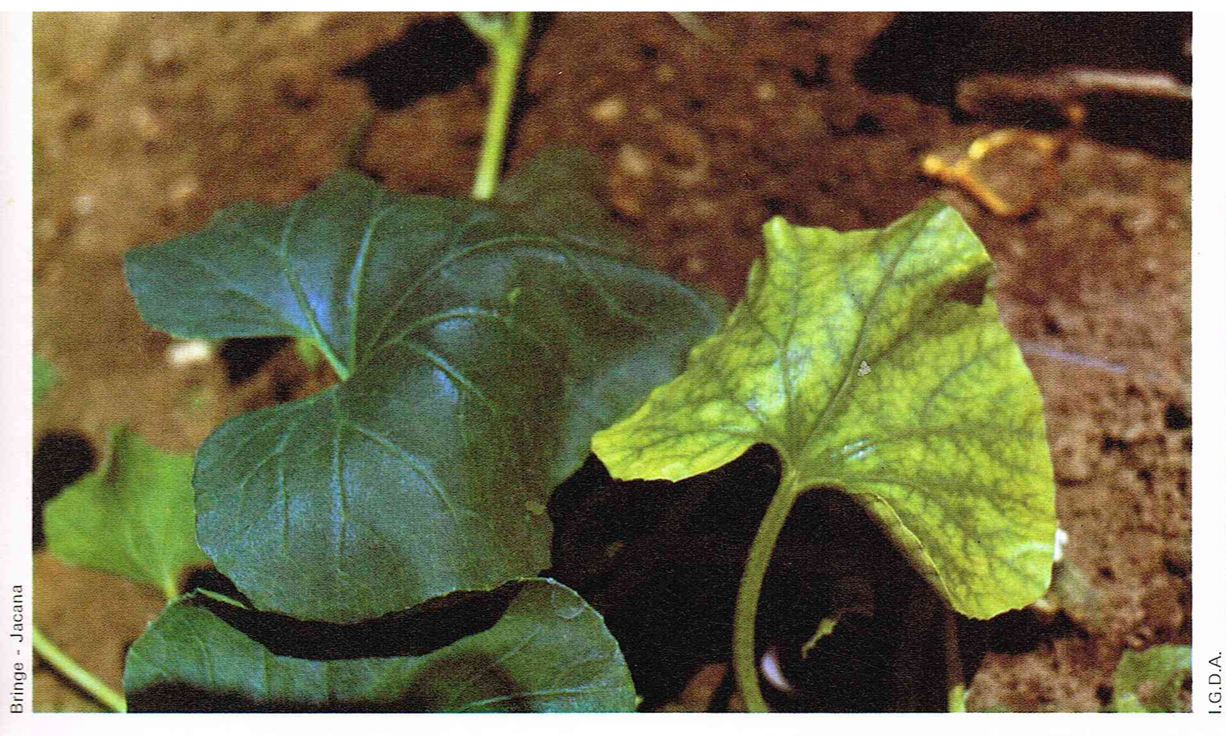
Cependant, quel que soit le type de solution proposée pour une plante verte, on retrouve la distinction quantitative entre les macro-éléments et les oligo-éléments. On peut, de plus, introduire une nouvelle distinction en deux groupes : les éléments essentiels ou indispensables, et les éléments accessoires. On dit qu'un *élément* est *essentiel* lorsqu'en son absence la plante est incapable de croître et de se reproduire; un tel élément ne peut être remplacé par aucun autre. On en connaît seize : ce sont ceux énumérés plus haut dans la liste des macro- et micro-éléments. Parmi les *éléments non essentiels,* on trouve le sodium et l'iode, si abondants dans les terrains saumâtres, le silicium et l'aluminium, qui sont les éléments les plus abondants de tous les sols, le cobalt, le vanadium, le sélénium, etc. S'il existe donc seize éléments essentiels pour toutes les plantes, parmi les éléments non essentiels certains le sont pour telle ou telle plante présentant une exigence spécifique (silicium, cobalt...).

ÉLÉMENTS ESSENTIELS ET LEUR TENEUR MOYENNE DANS LES TISSUS SECS DES PLANTES (valeurs en ppm)

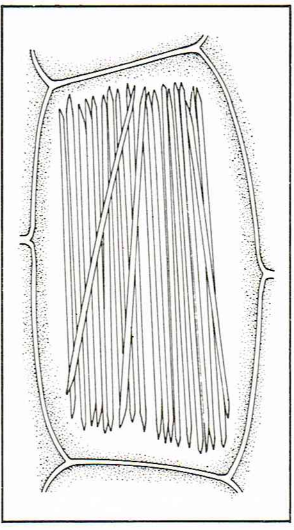
ÉLÉMENTS CONSIDÉRÉS COMME MACRO-ÉLÉMENTS		ÉLÉMENTS CONSIDÉRÉS COMME MICRO-ÉLÉMENTS	
Carbone	450000	Chlore	100
Oxygène	450000	Fer	100
Hydrogène	60000	Manganèse	50
Azote	15000	Bore	20
Potassium	10000	Zinc	20
Calcium	5000	Cuivre	6
Magnésium	2000	Molybdène	0,1
Phosphore	2000		
Soufre	1000		

Le rôle des principaux éléments

Les expériences de culture hydroponique permettent ainsi de déceler le rôle de chacun des éléments parce que chacun d'eux participe à un mécanisme fonctionnel ou s'intègre dans les molécules organiques actives. Les carences se manifestent soit par des perturbations métaboliques ou de développement, soit par des déséquilibres dans la composition biochimique (pigmentaire par exemple).



Bringe - Jacana



I.G.D.A.

▲ *A gauche, un plant de melon présentant une feuille peu pigmentée, signe d'une carence en magnésium. A droite, une cellule de parenchyme de scille* **(Urginea maritima)** *contenant des aiguilles d'oxalate de calcium.*

Rôle des macro-éléments

— L'*azote* est un constituant capital de la matière végétale : il est constitutif des molécules protéiques. En carence azotée, la plante pousse mal, les feuilles restent petites, peu pigmentées, vieillissent très vite et tombent, ce qui donne à la plante un aspect caractéristique avec des tiges pauvrement feuillées. Si on lève la carence par un épandage de nitrates, les plantes redeviennent très rapidement vertes. A l'opposé, si la nutrition azotée est très abondante, les plantes présentent un développement végétatif luxuriant, mais on risque de voir l'intensité de leur floraison et, de ce fait, leur production fruitière diminuer. C'est sous forme de nitrates et de sels d'ammonium que la plante puise l'azote qu'elle assimile. Or, si le sol en est naturellement pauvre, par contre l'azote (N_2) est le gaz de loin le plus abondant de l'air. La nutrition azotée pose donc un problème qui sera évoqué à part.

— Le *phosphore* forme avec les molécules organiques des liaisons riches en énergie qui constituent un des procédés de stockage et de transfert de l'énergie nécessaire aux métabolismes de la synthèse et de la respiration. Les glucides phosphorylés, l'adénosine tri- ou diphosphate (ATP ou ADP), la nicotinamide adénine dinucléotide phosphate (NADP) et les acides nucléiques sont les principaux corps organiques contenant du phosphore; ce sont aussi les corps qui participent aux principales voies métaboliques. Les phospholipides sont parmi les constituants principaux des membranes. La carence en phosphore se manifeste par un développement très lent et limité, sans que l'équilibre pigmentaire soit pour autant perturbé. C'est sous forme d'ions phosphate que la plante puise cet élément dans le sol.

— Le *potassium,* contrairement à l'azote et au phosphore, ne participe pas à la constitution des molécules organiques. Son rôle est de permettre ou de favoriser de nombreuses réactions enzymatiques : il est *cofacteur,* ou *activateur;* c'est le cas, par exemple, pour la *pyruvate kinase,* enzyme de phosphorylation des chaînes métaboliques respiratoires. Le potassium est indispensable à la synthèse des protéines; sa carence se manifeste donc un peu comme celle de l'azote.

L'équilibre : azote, phosphore, potassium (N, P, K) est bien connu des agronomes. On établit pour chaque plante cultivée un graphique à coordonnées triangulaires. Chaque côté du triangle indique la gamme des concentrations relatives de ces trois éléments. Par expérimentation, on définit ainsi une zone de concentrations optimales pour chaque type de culture. Cet exemple montre, et c'est un fait très général, qu'un élément n'agit pas seul, sa concentration optimale pour une plante étant fonction de la concentration des autres éléments. Un bon amendement implique donc un juste équilibre entre ses différents composants.

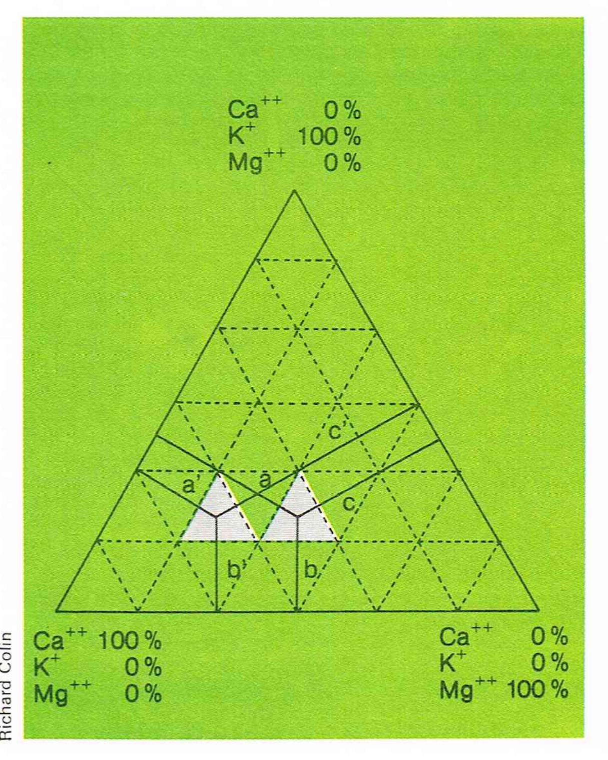
— Le *soufre* entre dans la composition moléculaire d'un bon nombre d'acides aminés, dans le coenzyme A qui participe au métabolisme respiratoire, dans plusieurs vitamines, et dans les sulfolipides qui sont des constituants membranaires. Les ponts disulfure maintiennent la conformation des molécules protéiques et participent sans doute aux liaisons entre les membranes. La carence en soufre est assez rare, car cet élément ne manque pas dans le sol; elle se manifeste par une chlorose des feuilles.

— Un atome de *magnésium* est fixé à la structure porphyrique de la molécule de chlorophylle, d'où le rôle essentiel de cet élément pour les plantes vertes. Chez tous les végétaux, le magnésium est activateur d'enzymes et protège l'intégrité des ensembles ribosomiques.

— Le *calcium* forme, avec l'acide oxalique, un sel qui se dépose souvent en précipités cristallins dans les vacuoles; ces cristallisations présentent des formes variées : oursins, aiguilles, sable, macles... Les pectates de calcium se trouvent dans la lamelle moyenne des parois cellulaires, qu'ils stabilisent. Une carence en calcium peut produire des malformations lors de la synthèse de nouvelles parois, à la fin des divisions cellulaires; elle se manifeste donc plus particulièrement au niveau des méristèmes. Le calcium est également indispensable à l'activité d'hydrolyse enzymatique de l'amidon.

Rôle des oligo-éléments

Les oligo-éléments ont des rôles tout aussi importants que les macro-éléments, seules les quantités exigées par les plantes les distinguent. Ainsi, le *fer,* par sa possibilité de se présenter sous la forme ferrique ou ferreuse,



Richard Colin

◀ *Graphique triangulaire de Homes, établi pour la recherche de la composition optimale d'un mélange ionique dans la nutrition des végétaux; aux angles, un seul élément; sur les côtés, proportions relatives de deux éléments seulement; chaque point de la surface est à une distance des côtés du triangle qui représente la proportion relative des trois éléments; les surfaces colorées représentent les zones de productivité maximale pour des concentrations relatives en Mg^{++}, K^{+}, Ca^{++} de $a + b + c = 100$ ou de $a' + b' + c' = 100$.*

participe (dans les cytochromes ou la ferredoxine) au transport d'électrons dans les réactions photosynthétiques ou respiratoires. D'autre part, il est indispensable à la synthèse de la chlorophylle. Le *chlore* et le *manganèse,* dont les carences se manifestent par des déformations foliaires et des nécroses, participent comme cofacteurs à la réaction première de l'utilisation de l'eau lors de la photosynthèse. Les carences en bore, en zinc, en cuivre et en molybdène induisent des malformations très prononcées des plantes et de leurs feuilles, telles que des nanismes, des chloroses, des nécroses, des gaufrages ou des épaississements des mésophylles. Ces malformations montrent l'importance de la présence de ces éléments nécessaires, même à l'état de traces : le *bore* est indispensable au transport et à la répartition des glucides, le *zinc* et le *molybdène* comme participants à la constitution d'enzymes de premier intérêt (plusieurs déshydrogénases et les systèmes de fixation de l'azote), le *cuivre* comme constituant d'un transporteur d'électron, la *plastocyanine*.

L'absorption des ions

Si l'on place deux solutions de concentrations différentes de part et d'autre d'une membrane inerte qui laisse passer librement les ions et les molécules de petite taille, un équilibre tend à s'établir, équilibre qui est régi par les lois de la diffusion et de la répartition des charges. La diffusion est le déplacement d'une substance d'un point à potentiel chimique élevé vers un point à potentiel chimique plus bas ; ainsi, la différence de potentiel chimique tend à s'annuler. Le potentiel chimique peut être considéré comme une généralisation du potentiel hydrique. Il exprime l'*énergie libre* des molécules.

L'énergie libre est une propriété thermodynamique des corps, qui mesure leur capacité à réaliser un travail. La connaissance de l'énergie libre permet de prédire le sens et les implications énergétiques d'une réaction. Si dans l'état final d'un système réactionnel l'énergie libre est plus faible que dans l'état initial, la différence d'énergie libre est négative et la réaction est spontanée *(réaction exergonique)*. A l'inverse, si la différence d'énergie libre est positive, la réaction, pour se produire, a besoin d'un apport extérieur d'énergie *(réaction endergonique)*. La diffusion libre a pour effet d'abaisser le potentiel chimique dans un compartiment ou une région et de l'élever ailleurs, pour atteindre une différence d'énergie libre entre tous les points du système égale à zéro. Toutefois, si dans les solutions séparées par une membrane inerte et neutre se trouvent des ions, les forces de déplacement ne sont pas seulement tributaires du gradient de potentiel chimique, mais aussi du gradient de potentiel électrochimique. Cette valeur tient compte de la charge et de la concentration des ions de part et d'autre de la membrane.

Or, si l'on compare les potentiels chimiques ou électrochimiques entre l'intérieur d'un tissu et son environnement, entre une plante et la solution dans laquelle elle plonge, voire entre deux compartiments adjacents dans une cellule, on est bien obligé de constater que l'équilibre (différence de potentiels nulle) n'est jamais ou très exceptionnellement réalisé. Nous avons vu que la concentration en éléments minéraux de la plante ne reproduisait pas la composition du sol. Telle Algue marine concentre le chlore, telle autre le sodium, presque toutes l'iode. Tout cela signifie que l'absorption des sels minéraux ne peut être entièrement expliquée par les simples lois de la diffusion ou de l'équilibre électrostatique des ions.

Dans les cas, assez rares, où l'état final aboutit à un équilibre s'expliquant par les lois physiques simples des différences de potentiels, on dit qu'il s'agit d'*absorption passive*. Cependant, généralement, l'état final fait apparaître une sélection ou une concentration qui ne peut s'expliquer par la diffusion moléculaire ou ionique : on parle alors d'*absorption active ;* cette expression signifie que la membrane prend une part active, grâce à ses propriétés structurales et enzymatiques.

A l'heure actuelle, les mécanismes de la perméabilité membranaire sont loin d'être entièrement élucidés. Cependant, toute explication des mécanismes doit tenir compte des faits suivants.

L'absorption est *sélective*. Par exemple, dans le cas d'une racine de pois, si la concentration en ions potassium est sensiblement celle que l'on peut prédire par l'application des formules de l'électrodiffusion, pour l'ion sodium par contre elle s'en écarte d'un facteur 10 (dix fois moins).

L'absorption est *spécifique*. Pour reprendre l'exemple du potassium, cet ion est deux fois plus concentré dans les racines d'orge qu'il ne le serait par une simple absorption passive. L'absorption peut donc aller à *contre-courant du gradient de potentiel* et, dans certains cas, provoquer des accumulations intratissulaires toxiques.

A l'inverse d'une carence, les ions en trop grande abondance sont susceptibles de provoquer des *symptômes de toxicité*. Or, le transport actif à travers une membrane peut établir un flux permanent unidirectionnel qui aboutit à une si forte accumulation que la concentration interne atteint le seuil de toxicité. On sait, par exemple, qu'il existe des *plantes calcicoles* et des *plantes calcifuges* qui sont sensibles à la richesse en calcaire du sol. Si les plantes calcifuges se développent mal en terrain calcaire, c'est qu'elles sont capables d'absorber en abondance cet élément au point d'en être intoxiquées.

De même, on comprend que les phénomènes d'accumulation puissent entraîner des *carences,* si certaines cellules ou certains tissus monopolisent à leur seul « profit » les ions minéraux disponibles. C'est le cas des cellules des racines de Graminées pour ce qui concerne le sodium. Le manque de sodium ne se manifeste pas par une carence évidente au niveau des organes aériens, car ceux-ci n'en ont pas un grand besoin ; mais le manque se fait sentir chez les herbivores qui se nourrissent de ces plantes, d'où la nécessité d'un apport de sodium dans leur alimentation.

La vitesse ou la capacité d'absorption d'un ion ne sont pas indifférentes à la présence ou l'absence d'un autre ion. Il peut y avoir *antagonisme* ou, au contraire, *synergie*. Le calcium peut éviter la toxicité du potassium et le sodium celle du calcium. Des traces de l'élément antagoniste peuvent suffire à provoquer l'effet.

Enfin, l'absorption active est sensible aux facteurs qui influent sur l'activité métabolique, en particulier les facteurs énergétiques comme l'élévation de température ou l'activité photosynthétique. L'aération, qui favorise la respiration, modifie la perméabilité membranaire.

Tous ces faits ont conduit à formuler l'hypothèse suivante : la membrane contiendrait un système de *transporteurs moléculaires,* mobiles dans la matrice lipidique. Ces corps pourraient établir des liaisons spécifiques avec les ions, liaisons qui se créeraient ou se déferaient au gré des forces ou des conformations modifiées par la proximité d'autres accepteurs. La membrane posséderait tout un système comparable à un mécanisme d'engrenages et de tapis roulants qui puiseraient, transporteraient et déverseraient des matériaux suivant les tailles, les poids et les affinités.

Le transport des sels minéraux dans la plante

C'est par les racines que les sels minéraux pénètrent, avec l'eau, dans les plantes. Le problème de l'absorption active se situe donc en premier lieu à ce niveau. La circulation et la distribution des solutions minérales emprunte ensuite les mêmes voies que celles de l'eau, c'est-à-dire les vaisseaux ligneux du xylème. La solution qui parcourt ces tissus de conduction est appelée *sève brute ;* elle ne contient en principe que les éléments simplement puisés dans le sol, par opposition à la *sève élaborée,* qui contient des corps synthétisés et qui circule dans les tubes du phloème, autre tissu de conduction du cylindre central des tiges et des racines. En fait, la distinction n'est sans doute pas aussi nette ; la sève brute contient un peu de substances organiques (glucides et acides aminés) élaborées par l'activité de synthèse ou d'hydrolyse des tissus de la plante. En outre, les sels minéraux ne sont pas exclusivement canalisés dans les vaisseaux ligneux. Ils se déplacent, s'échangent de tissu à tissu et se répartissent de cellules en cellules par le jeu des forces créées suivant les gradients de potentiels électrochimiques et par l'activité spécifique des membranes. Celles-ci contrôlent les échanges et, selon les tissus et l'activité métabolique des cellules, elles possèdent la propriété de sélectionner, d'accumuler ou d'excréter les ions disponibles, pouvoir qui s'exerce non seulement au moment de l'absorption, comme nous l'avons vu, mais en permanence et en tout point du végétal.

Le flux de sève brute qui passe par les vaisseaux du xylème assure cependant la majeure partie des besoins de la plante, comme le montrent les anciennes expériences de décortication annulaire. Ces expériences

consistent à enlever sur quelques centimètres d'une tige un anneau d'écorce contenant le parenchyme cortical et le phloème, qui, dans cet organe, est en position périphérique par rapport au xylème. La nutrition minérale de la partie de la plante située au-dessus de la zone décortiquée ne semble pas modifiée par l'opération.

La *vitesse d'ascension* de la sève brute est fonction de la différence de potentiel hydrique entre les deux extrémités du parcours et de l'efficacité des structures (diamètre et nombre des canaux). Elle peut être de 0,5 m à 50 m/h.

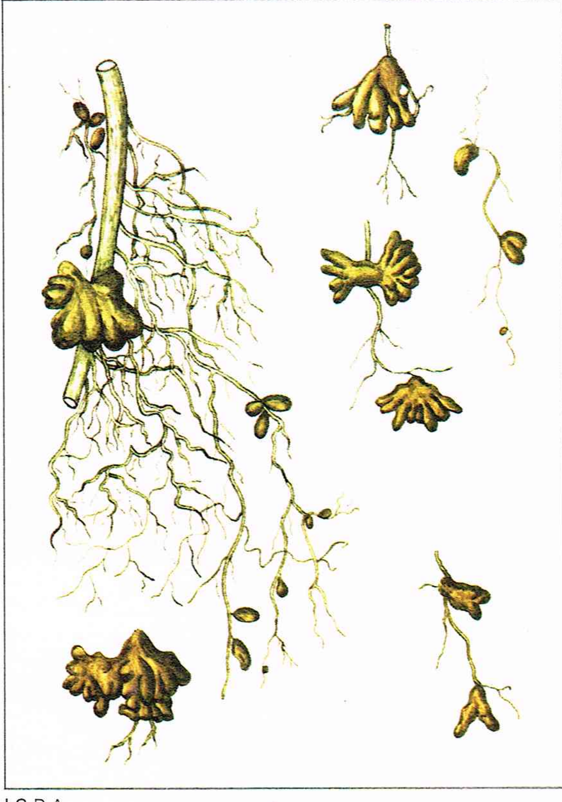
La nutrition azotée

Le problème de la nutrition azotée pour les plantes se pose de la façon suivante. L'azote est un des éléments les plus abondants dans les plantes (quantitativement, il est situé immédiatement après le carbone, l'oxygène et l'hydrogène) et il y joue un rôle de première importance, comme constituant des protéines, des acides nucléiques et des pigments. L'azote sous forme de nitrates ou de sels d'ammonium est en quantité souvent faible, toujours très variable dans le sol. Sous forme de N_2 gazeux, il représente 78 % de l'atmosphère. Or, si la très grande majorité des plantes ne possède pas l'équipement enzymatique nécessaire à la fixation directe de cette énorme réserve d'azote de l'air, par contre, elles assimilent toutes fort bien l'azote sous forme de nitrates ou de sels d'ammonium en solution dans le sol. On peut signaler, en outre, que les nitrates du sol, naturellement en faibles quantités, y sont éminemment labiles, soit décomposés par des Bactéries, soit emportés par les eaux de ruissellement ou de lessivage. On comprend donc toute l'importance des amendements azotés.

Mais dans le cas le plus fréquent, celui d'un peuplement naturel sans apport d'engrais, la clef du problème réside dans le fait qu'un certain nombre de Bactéries du sol et de végétaux inférieurs sont capables de fixer l'azote atmosphérique et de le transformer en une forme assimilable. N_2 est réduit en ions ammonium qui servent immédiatement à la synthèse de composés organiques, principalement l'acide glutamique.

La réaction de fixation exige de l'énergie. Dans le cas des Bactéries fixatrices hétérotrophes, celle-ci est fournie par l'oxydation de matières organiques (cas des Bactéries des genres *Clostridium* et *Azotobacter*) ; dans les cas des Bactéries autotrophes *(Rhodospirillium)* et de quelques Algues bleues qui vivent dans les eaux douces ou qui sont associées à un Champignon pour former des Lichens, l'énergie est fournie par la lumière.

Les Bactéries fixatrices peuvent recevoir des plantes vertes, dans lesquelles elles vivent en symbiose, l'énergie nécessaire à leur activité. C'est le cas des Bactéries du genre *Rhizobium* qui vivent dans les nodules des racines des trèfles, des luzernes, des haricots, des pois et autres plantes de la famille des Légumineuses. Cela explique que depuis des millénaires on sache que les plantes possédant sur leur système racinaire de tels nodules jouissent de précieuses propriétés fertilisantes.



I.G.D.A.

◀ ***Quelques exemples de nodosités sur de jeunes racines de sensitive* (Mimosa pudica), *dues à la symbiose entre la plante et des Bactéries fixatrices de l'azote atmosphérique* (Rhizobium leguminosarum *var.* mimosa pudicae).**

C'est aussi par l'activité bactérienne des sols que l'équilibre nitrique est maintenu et que l'azote organique contenu dans les déchets et les cadavres animaux et végétaux est, par une série d'oxydations minéralisantes, transformé en nitrates absorbables par les plantes.

L'absorption des sels nitriques se fait, comme pour les autres sels minéraux, par les racines. C'est principalement là, dès leur entrée dans la plante, que les ions nitriques sont réduits en matière organique, grâce à l'activité inductible d'une enzyme, la *nitrate réductase*. Les nitrites sont transformés en ions ammonium, immédiatement utilisés pour la synthèse des acides aminés.

La fixation du gaz carbonique et l'utilisation de l'énergie lumineuse : la photosynthèse

Importance et origine du carbone ; la nutrition carbonée

Le carbone et l'oxygène sont les deux éléments les plus abondants, non seulement chez les végétaux, mais aussi chez les animaux. A eux deux, ils représentent 90 % du poids d'une plante sèche (chacun 45 %). L'hydrogène et l'azote, qui viennent ensuite dans l'ordre des concentrations, ne participent respectivement que pour 6 % et 1,5 % au poids de la matière sèche. Tous les autres éléments représentent les 2,5 % qui restent.

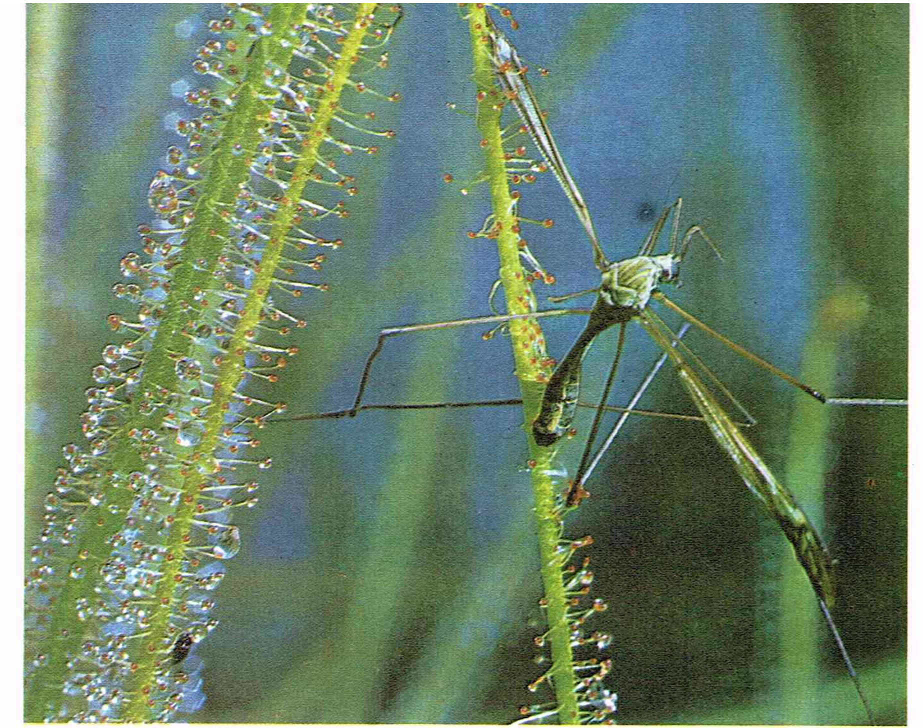
La réponse à la question concernant la source du carbone pour les végétaux n'est pas évidente. Quand on se promène dans un sous-bois, on rencontre toute une variété de végétaux : Champignons, Lichens, Mousses, Fougères, herbes, arbustes et arbres. Tous ont pour substrat l'humus du sol, où plongent leurs racines. Or, ce sol et son humus semblent bien formés de matières organiques en décomposition, lesquelles, logiquement, peuvent être tenues comme sources de carbone. Certes, on sait que l'on ne trouvera pas de Champignon sur du sable ou sur un rocher, où l'on pourra cependant observer des Lichens, quelques Mousses et peut-être aussi quelques plantes rases.

Chacun sait également qu'une moisissure, c'est-à-dire un Champignon, peut se développer sur un pot de confiture, un fruit ou un morceau de pain humide, mais jamais dans un verre d'eau propre. Par contre, on peut faire germer des lentilles ou des haricots sur un peu de coton imbibé seulement d'eau pure, et les jeunes plantes



Richard Colin

◀ ***Résultats de la décortication annulaire d'une tige ; le bourrelet de cicatrisation plus épais vers le haut est dû à l'accumulation de la sève élaborée ; les flèches indiquent la direction du flux principal de sève élaborée.***



Archives B

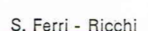
▲ *Un exemple d'assimilation directe de la matière organique (un Insecte) par une plante (Drosera tracii) grâce à un complexe enzymatique particulier.*

▶ *Page ci-contre, quelques aspects d'infrastructures des chloroplastes.*

▼ *L'éclairement des grottes entraîne fréquemment l'apparition d'Algues vertes et de Cyanophycées dans les eaux.*

se développeront fort bien sur ce substrat simple. Enfin, on devine que si une plante verte peut prendre des proportions imposantes avec pour toute nourriture un peu de terre et quelques engrais minéraux ajoutés de temps à autre, c'est qu'elle doit puiser son carbone hors du substrat, qui ne semble pas s'épuiser.

Ces expériences de tous les jours donnent des indications plus précises que l'observation simple de la nature. Il faut cependant réaliser des expériences rigoureuses pour se rendre compte qu'il existe deux catégories de végétaux du point de vue de l'origine de leur carbone. Des expériences de cultures sur milieu synthétique, comme celles qui ont été utilisées pour l'étude de la nutrition minérale, montrent que les Champignons ne pourront croître sur un tel milieu nutritif que si celui-ci renferme en solution des molécules organiques, du glucose ou du saccharose par exemple, tandis que des plantes vertes se contentent de molécules minérales non carbonées. Pour ces dernières, la source du carbone n'est donc pas dans le sol mais dans l'air. Des expériences complémentaires et de réalisation plus délicate montrent que c'est en privant l'air de gaz carbonique que l'on carence ces plantes en carbone.





Le rôle de la lumière

Il suffit de posséder une cave bien obscure pour se rendre compte que les plantes ne poussent pas ou très mal et fort peu longtemps à l'obscurité. Là encore, on trouve la même différence entre les Champignons et les plantes vertes. Les moisissures se développent fort bien dans les caves humides et les Champignons de Paris se cultivent dans les grottes. Mais qu'un peu de lumière filtre, et immédiatement on voit se développer une couche verte formée d'Algues microscopiques et parfois aussi de quelques Mousses. Ainsi, les grottes préhistoriques ornées des dessins polychromes de nos ancêtres sont menacées par l'envahissement de ces végétaux verts, qui apparaissent à la faveur de l'éclairage artificiel nécessaire aux visiteurs et dont la croissance est stimulée par l'élévation de la teneur de l'air en gaz carbonique, due à une trop grande fréquentation par l'homme. Ces observations montrent que, pour les plantes qui se nourrissent du gaz carbonique de l'air, la lumière est indispensable.

En soulevant une pierre plate ou en faisant germer des plantes dans une cave, ou encore en protégeant des salades de la pleine lumière, on constate que l'obscurité provoque l'étiolement. Une plante étiolée présente les caractéristiques suivantes : elle est privée de pigment vert (la chlorophylle), elle s'allonge rapidement et ses organes, étirés, sont gorgés d'eau mais ne s'enrichissent pas en matière organique ; inévitablement, la croissance s'arrête au bout d'un certain temps et la plante meurt. La lumière a donc un double rôle : elle est nécessaire d'une part à la synthèse de la chlorophylle, d'autre part à la fixation du gaz carbonique.

La *photosynthèse* est la fonction des plantes vertes qui a pour effet de synthétiser de la matière organique à partir du gaz carbonique, et cela grâce à l'énergie lumineuse.

Les sites de fixation du gaz carbonique

Chez les Algues, qui ne possèdent pas d'organes bien différenciés, chaque cellule peut, pour son propre compte, fixer le gaz carbonique en solution dans l'eau. Mais chez les plantes qui présentent une organisation répartie en racines, tiges et feuilles, le lieu privilégié de la photosynthèse se trouve dans le *système foliaire*.

Nous avons déjà vu que la feuille était le site principal de l'évapo-transpiration, c'est-à-dire des échanges d'eau entre la plante et l'air ; c'est aussi l'organe de la photosynthèse. Son rôle ne s'arrête pas là comme nous le verrons plus loin.

La feuille présente une structure bien adaptée à la circulation des gaz : vapeur d'eau, gaz carbonique et oxygène. Les cellules des parenchymes chlorophylliens, celles des tissus palissadiques ainsi que celles des tissus lacuneux ont la propriété commune de posséder dans leur cytoplasme des plastes chargés de chlorophylle : les *chloroplastes*. Ces petits organites sont les sites de la réaction photochimique de carboxylation et de synthèse à la lumière.

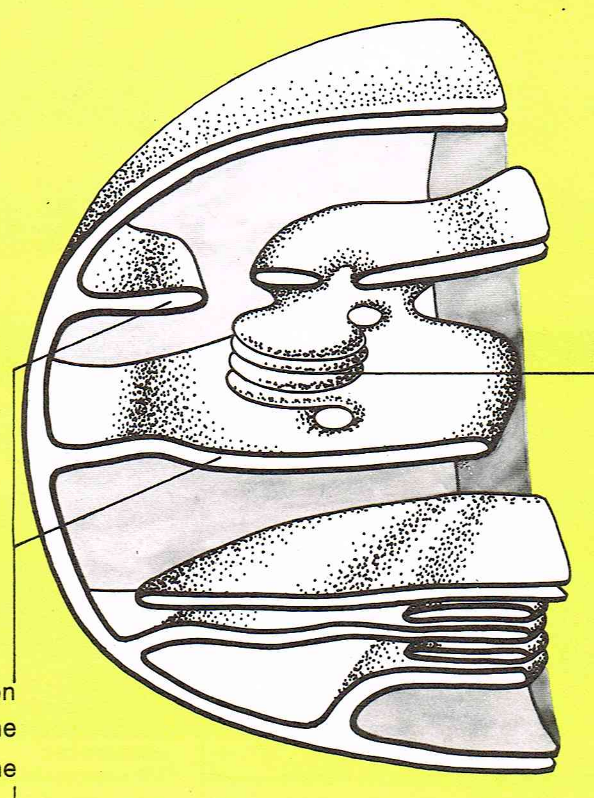
Les chloroplastes ont, chez les plantes supérieures, une forme assez homogène ; ce sont de petites lentilles biconvexes de 5 à 10 μm de grand axe et de 2 à 5 μm de petit axe. Leur nombre dans chaque cellule est très variable : il va de 10 à 50 dans la plupart des cas, et atteint parfois 200 ou 300. Chez les Algues, leur forme et leur taille sont très différentes et éminemment variables suivant les genres, voire les espèces : coupes, rubans, lames, étoiles, etc. Chaque cellule n'en renferme souvent qu'un ou deux.

La structure interne des chloroplastes est assez compliquée. A l'intérieur de leur enveloppe, qui est constituée de deux membranes, on observe, grâce à la microscopie électronique, deux parties : le *stroma* et le *système membranaire*.

Le *stroma* n'a pas de structure ; c'est une solution colloïdale qui renferme, comme éléments visibles, des ribosomes, des inclusions d'amidon et des gouttelettes lipidiques.

Le *système membranaire* forme comme un feuilletage de sacs empilés, les *lamelles,* étalées dans tout le volume du chloroplaste. Quelques rares types de chloroplastes ne possèdent que ce système de membranes, mais généralement, tout au moins chez les plantes supérieures, ils possèdent en outre des empilements de petits sacs

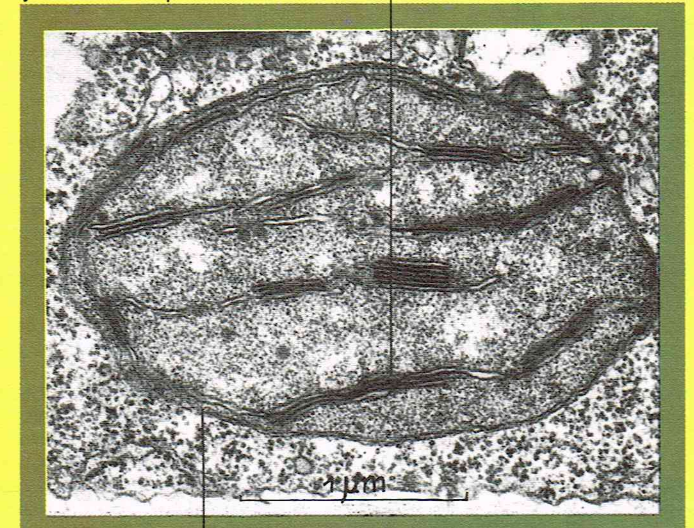


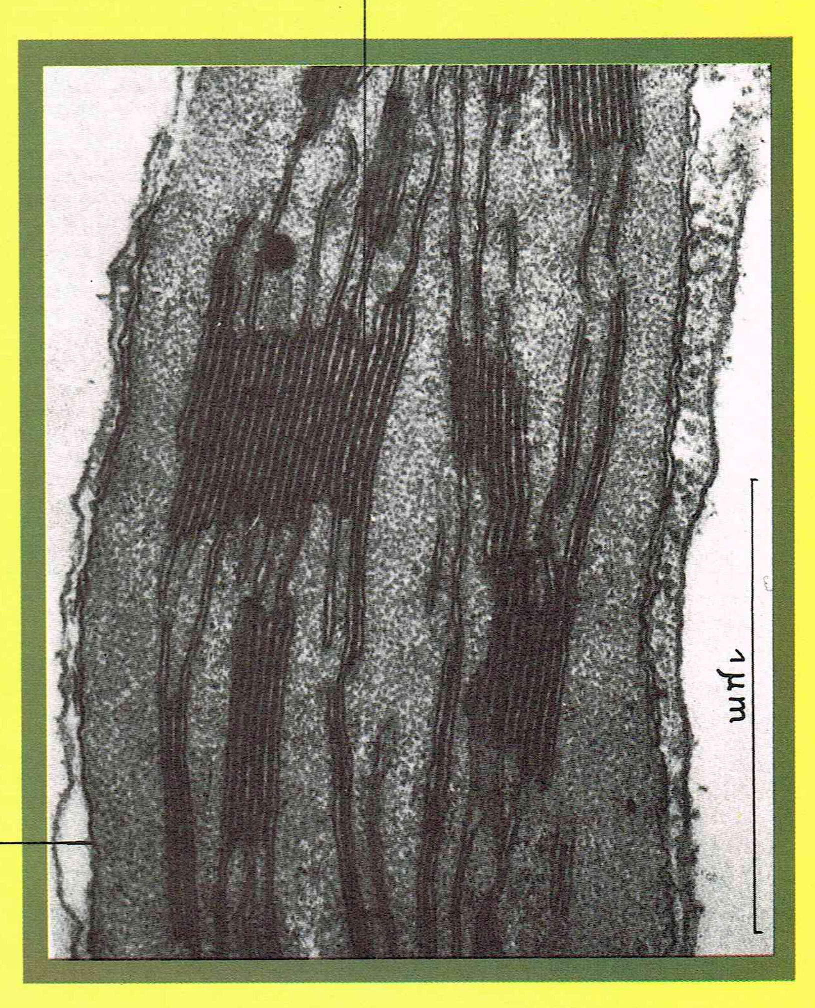


lamelles en relation
avec le feuillet interne
de la membrane

évaginations latérales
des lamelles
formant des empilements
de saccules

jeune chloroplaste





membrane à deux feuillets

Glycine + pyridoxal + succinyl CoA

COOH-CH_2-CH_2-CO-CH_2 NH_2
Acide δ-amino lévulinique

2 δ AL —δ AL-ase→ (porphobilinogène)

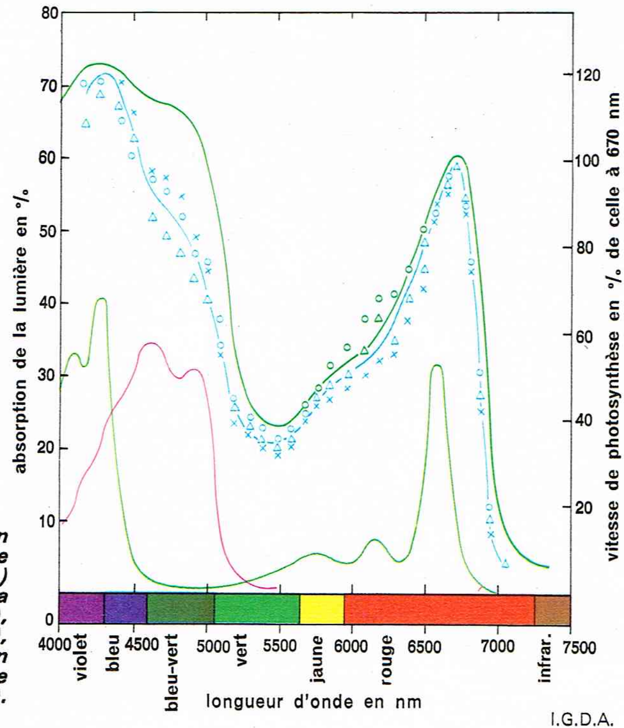
Phytol
Protochlorophyllide
Mg protoporphyrine
Protoporphyrine IX → Phycoérythrine, Phycocyanine
Fe++ → Hème (cytochrome)
+ 2H → Chlorophylle a $C_{55}H_{72}O_5N_4$ Mg
Chlorophylle b

I.G.D.A.

▲ ***Schéma de la biosynthèse de la chlorophylle.***

plats qui, en microscopie ordinaire, forment comme des granulations dans la masse chloroplastique, d'où le nom de *granum* qu'on leur attribue. Le système membranaire est donc généralement formé du *système intergranaire* et du *système granaire*.

Les molécules de chlorophylle qui possèdent une forte affinité pour les lipides mais aussi un pôle hydrophile sont incluses exclusivement dans ces deux ensembles membranaires. Le stroma renferme en solution les enzymes nécessaires à la fixation du gaz carbonique et aux synthèses qui en découlent. On peut donc affirmer que les sites ultimes des carboxylations réalisées à l'aide de l'énergie lumineuse captée par les pigments chlorophylliens se trouvent à la surface des membranes.



I.G.D.A.

▶ ***Spectre d'absorption d'une feuille entière (en vert foncé) de la chlorophylle a (en vert clair), du β-carotène (en rouge), et spectre d'action de la photosynthèse chez l'élodée (en bleu).***

L'équipement moléculaire

Les molécules actives sont de trois catégories, suivant les rôles tenus : les *photorécepteurs*, les *transporteurs* sous-traitants de l'énergie captée et, enfin, les *enzymes* et les cofacteurs.

Les photorécepteurs

Les photorécepteurs sont des pigments, c'est-à-dire qu'ils absorbent la lumière, et cela dans des zones bien précises du spectre des longueurs d'onde de la propagation des photons. Les régions du spectre de la lumière blanche qui sont absorbées par chaque photorécepteur en constituent le spectre d'absorption caractéristique. La représentation spatiale d'une molécule telle que la décrivent les chimistes est une configuration statistique et instantanée d'une position et d'une forme; en fait, il y a des vibrations continues soit de la molécule entière, soit des atomes les uns par rapport aux autres, soit enfin du nuage d'électrons qui entoure chaque noyau des atomes constitutifs.

Dire qu'une molécule absorbe la lumière d'une longueur d'onde donnée signifie qu'elle entre en résonance avec la fréquence des photons incidents. Cette énergie photonique excite la molécule, qui acquiert ainsi un niveau énergétique interne supérieur. Cet état excité n'est pas stable, et la molécule revient très rapidement à l'état stable en transmettant de l'énergie qui peut être sous forme lumineuse : c'est le phénomène de luminescence, fluorescence ou phosphorescence. Les photorécepteurs impliqués dans la fonction photosynthétique sont de trois catégories : les *chlorophylles*, les *phycobilines* et les *caroténoïdes*.

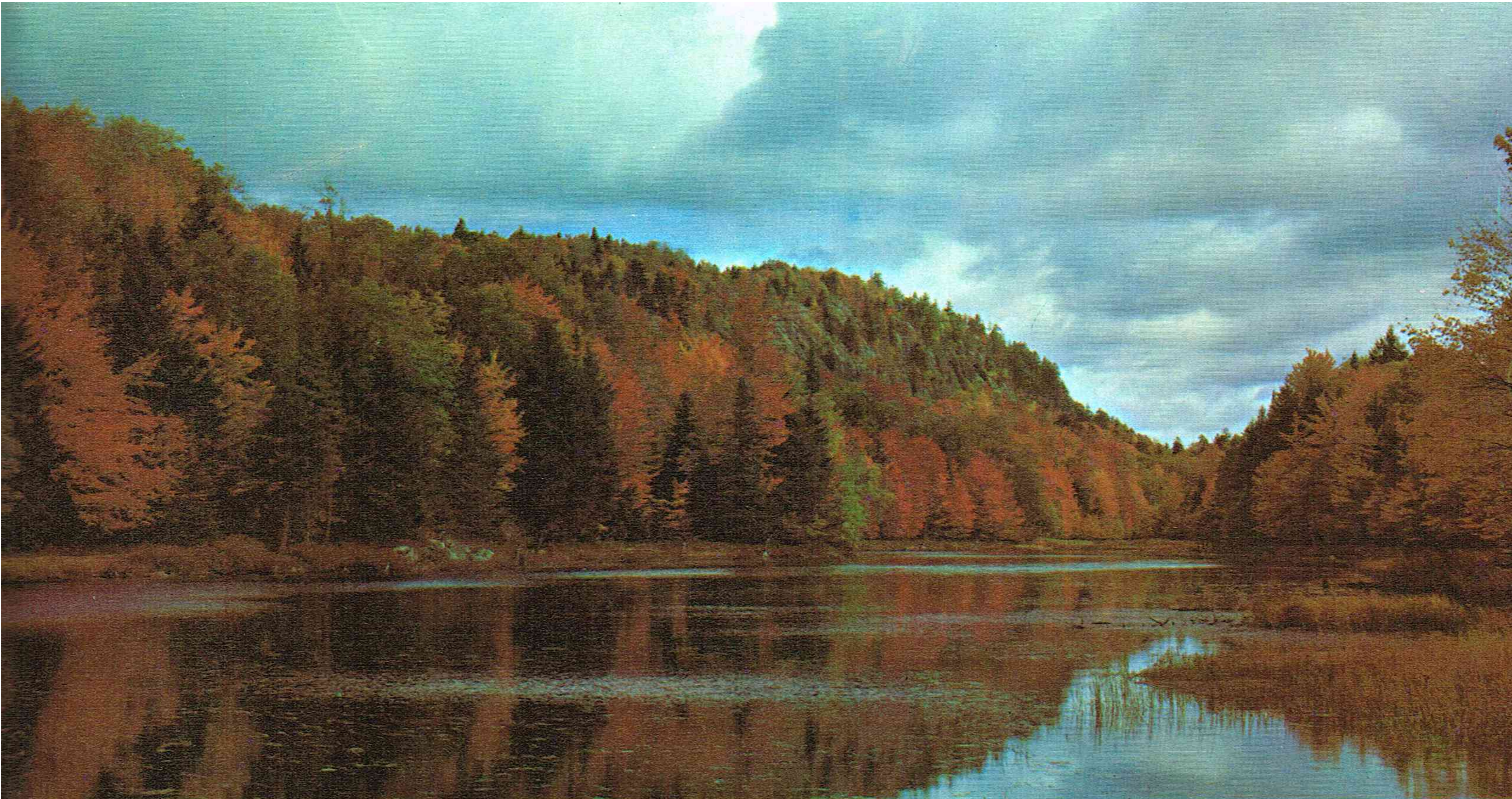
— *Les chlorophylles*. La molécule de chlorophylle est constituée d'une structure porphyrine formée de quatre cycles pyrrole dont les atomes d'azote sont reliés à un atome de magnésium. Une longue chaîne phytol comprenant 20 atomes de carbone et 39 d'hydrogène est fixée au cycle tétrapyrrolique. La molécule entière présente donc une première dualité : en effet, la porphyrine, très insaturée, a de nombreuses doubles liaisons conjuguées, et la chaîne phytol est saturée. Autre dualité de la molécule : la porphyrine a peu d'affinité pour les lipides, alors que le phytol est fortement lipophile, ceci explique la localisation de ces molécules dans les membranes lipoprotéiques.

Il existe quatre formes de chlorophylle *(a, b, c* et *d)*. La chlorophylle *b* se distingue de la chlorophylle *a* en ce qu'elle possède sur sa porphyrine un groupe aldéhyde à la place d'un groupe méthyl. Les chlorophylles *a* et *b* se rencontrent dans les chloroplastes des plantes supérieures dans un rapport qui est généralement compris entre 2 et 3. Dans la chlorophylle *d*, c'est un groupe éthylène qui est remplacé par le groupe aldéhyde. La chlorophylle *c* ne possède pas de chaîne phytol. Les chlorophylles *c* et *d* se rencontrent avec la chlorophylle *a* chez les Algues.

Chaque type de chlorophylle possède son spectre d'absorption propre avec des pics caractéristiques. Par exemple, la chlorophylle *a*, de couleur vert bleuté, a un pic d'absorption à 430 nm (bleu-violet) et un autre à 660 nm (rouge); la chlorophylle *b*, de couleur vert jaunâtre, absorbe à 455 nm (bleu) et à 640 nm (rouge-orangé). Il s'agit là des pics principaux et correspondant à des molécules de chlorophylle en solution. Les spectres sont sensiblement déplacés lorsque les molécules sont *in situ*. Il est alors possible de déceler toute une variété de formes chlorophylliennes, qui se distinguent par des pics d'absorption plus ou moins déplacés (par exemple P_{700}). On peut constater en regardant une solution de chlorophylle qu'elle a une fluorescence rouge. Cette propriété des pigments photorécepteurs est très importante : elle permet un transfert d'énergie de pigment à pigment qui augmente le rendement de la photosynthèse.

La synthèse de la chlorophylle s'effectue sous le contrôle génétique, les plantes albinos ou panachées étant totalement ou partiellement incapables de la réaliser. La lumière est généralement indispensable à cette synthèse; elle ne l'est cependant pas pour les Algues, les Mousses, les Fougères et les Conifères, qui peuvent former de la chlorophylle à l'obscurité. De nombreuses carences minérales provoquent la chlorose (carences en fer, magnésium, manganèse, potassium, zinc et cuivre).

— *Les phycobilines*. Les Algues rouges et les Algues bleues possèdent des pigments photorécepteurs, les



Marka - F.H. Ragsdale

▲ ***Les couleurs du feuillage en automne sont dues à la présence de caroténoïdes dans les feuilles; ces pigments existent aussi dans les feuilles vertes mais sont alors masqués par la chlorophylle.***

phycobilines, qui sont constitués comme la chlorophylle de quatre cycles pyrrole mais ne réalisant pas une structure fermée. Ils ne possèdent pas d'atome de magnésium ni de chaîne phytol. Les phycobilines sont de deux types : les *phycoérythrines,* que l'on trouve dans les Algues rouges (absorption du vert au jaune entre 500 et 570 nm) et les *phycocyanines* des Algues bleues (absorption du jaune au rouge-orangé entre 560 et 660 nm). Par fluorescence, ces pigments émettent une lumière excitatrice pour la chlorophylle *a*. Ils recueillent donc pour le compte de cette dernière l'énergie des photons qui sans eux serait perdue. Cela explique le rôle important de ces pigments « accessoires » dans le maintien à un niveau élevé du rendement photosynthétique.

— *Les caroténoïdes*. Les caroténoïdes sont les pigments rouges, orangés, jaunes ou bruns qui donnent la couleur automnale caractéristique du feuillage quand la chlorophylle a disparu. Ils existent tout autant dans les feuilles vertes mais ils y sont masqués par les chlorophylles. Ce sont également eux qui donnent leur couleur aux racines de carotte ou aux fruits de tomate. Leur molécule est constituée d'une chaîne hydrocarbonée de 40 atomes de carbone, plus ou moins insaturée, et qui se termine en ses deux extrémités par un cycle possédant parfois un atome d'oxygène (du radical OH). Cette structure fortement lipophile assure aux caroténoïdes une place dans la phase lipidique des systèmes membranaires des chloroplastes, au voisinage des queues phytol des chlorophylles. Les carotènes, dont le principal est le β *carotène,* et les *xanthophylles,* dont les principales sont la *lutéine* et la *zéaxanthine,* absorbent entre 430 et 490 nm, c'est-à-dire du violet au vert. Leur fonction peut donc être comparable à celle des pigments accessoires à phycobiline. Ils jouent également un rôle important de protection des chlorophylles, celles-ci étant très fragiles en présence d'oxygène et de lumière.

Les transporteurs

Les réactions primaires de la photosynthèse sont caractérisées par une longue chaîne d'oxydoréductions établie entre les molécules qui échangent des électrons. Les transporteurs d'électrons qui participent à ces réactions sont de natures très diverses : les *cytochromes* (f, b_6, b_{559}) dont l'oxydation ou la réduction est due à la transformation possible de l'atome de fer qu'ils contiennent $\left(Fe^{3+} \underset{-\,1e}{\overset{+\,1e}{\rightleftarrows}} Fe^{2+} \right)$; les *plastoquinones* ; la *plastocyanine,* qui est une protéine bleue contenant deux atomes de cuivre $\left(Cu^{2+} \underset{-\,1e}{\overset{+\,1e}{\rightleftarrows}} Cu^{+} \right)$; la *ferrédoxine,* qui est une protéine contenant un atome de fer mais non hémique comme dans le cas des cytochromes ; le *nicotinamide dinucléotide phosphate (NADP),* qui joue le rôle de transporteur final pour les réductions qui sont liées à la carboxylation. L'énergie libérée par les réactions exergoniques du transport d'électrons est récupérée par la réalisation de liaisons phosphate riches en énergie de l'*adénosine triphosphate (ATP)*.

Les enzymes

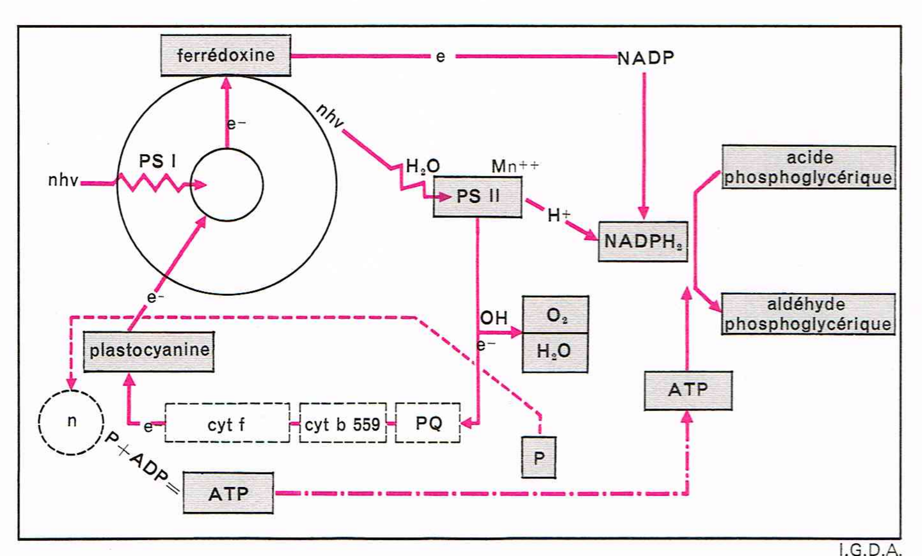
L'équipement moléculaire nécessaire à la réaction globale photosynthétique comprend toute une série d'enzymes qui catalysent les réactions intermédiaires entre la carboxylation et la synthèse des glucides : les *carboxylases* (au nombre de deux suivant la nature du substrat, une seule sans doute dans les chloroplastes), les *kinases, isomérases* et *transférases*. Toutes ces enzymes, contrairement aux molécules précédentes, sont en solution dans le stroma chloroplastique.

Les mécanismes

La réaction globale de la photosynthèse peut se résumer en ceci : d'une part, des molécules d'eau et de gaz carbonique constituent la matière première ; d'autre part, des molécules glucidiques sont les produits finis et l'oxygène est un sous-produit. L'énergie nécessaire à cette réaction est fournie par la lumière reçue, traitée et transmise par les molécules de chlorophylle et toute une chaîne de transporteurs.

Les mécanismes sont donc complexes. On distinguera les étapes suivantes : le transport du gaz carbonique (le transport de l'eau a été évoqué plus haut), la décomposition de l'eau, l'excitation des pigments photorécepteurs et le transfert des produits de la décomposition de l'eau, la réduction du gaz carbonique par la carboxylation d'un substrat et, enfin, les synthèses et la distribution des corps organiques formés.

La source principale du gaz carbonique se trouve hors de la feuille. Sa pénétration et son transport jusqu'à l'intérieur des cellules chlorophylliennes suivent un chemin sensiblement inverse de celui des molécules d'eau : pénétration par les stomates, circulation dans les lacunes et méats des tissus du mésophylle, et traversée des membranes cellulaires. La vitesse de diffusion du gaz carbonique est fonction d'un rapport qui a pour numérateur le gradient de concentration qui s'établit entre l'extérieur et les sites d'utilisation (intérieur des chloroplastes) et pour dénominateur la somme des nombreuses résistances qui freinent ce mouvement. On peut regrouper, de façon un peu arbitraire, toutes ces résistances en quatre catégories : la barrière constituée par la *couche laminaire d'air,* qui couvre la feuille et qui, comme pour la vapeur d'eau, fait obstacle aux transferts ; la barrière



I.G.D.A.

▲ *Réactions primaires de la photosynthèse conduisant à la synthèse de* $NADPH_2$*, à la formation d'ATP et à la libération d'oxygène; sous le terme PQ sont indiquées des plastoquinones.*

constituée par l'*épiderme,* qui peut être très puissante si les stomates sont fermés; les difficultés de circulation du gaz dans les *espaces capillaires,* qui séparent les cellules dans les tissus; enfin, les difficultés de mise en solution dans l'eau d'imbibition des cellules (puisque c'est sous cette forme que le gaz carbonique circulera dans la cellule et dans les chloroplastes). On comprend aisément que toutes ces résistances sont plus ou moins élevées suivant la structure de la feuille et son état d'hydratation. La différence de potentiel chimique qui affecte les ions carbonate est également à prendre en compte; ce potentiel est fonction de la capacité enzymatique d'utiliser ces ions en fin de parcours.

Sous l'effet de la lumière, les chloroplastes, même isolés de la cellule, sont capables de décomposer les molécules d'eau en donnant de l'oxygène comme produit immédiatement décelable. Cette oxydation libère un pouvoir réducteur et un électron. Cette réaction, appelée *réaction de Hill,* se complète tout naturellement par une réduction. *In vitro,* la réduction du ferricyanure en ferrocyanure montre bien la disponibilité d'un pouvoir réducteur consécutif à la décomposition de l'eau. Ce réactif (appelé réactif de Hill) est, *in vivo,* c'est-à-dire dans les conditions normales de la réaction, le NADP qui se transforme en $NADPH_2$.

Les photons de longueur d'onde correspondant aux zones spectrales d'absorption des chlorophylles provoquent l'excitation de ces molécules, qui perdent ainsi un électron. Le retour à l'état stable peut être réalisé par la restitution des électrons qui sont produits lors de la décomposition de l'eau. Ainsi se réalise un *transfert d'électrons* qui a pour source la décomposition de l'eau et pour aboutissement la réduction du NADP. Mais, entre les deux, les différences de potentiel d'oxydoréduction sont telles qu'il faut un apport d'énergie externe : l'énergie photonique. On sait maintenant que le centre photosensible n'est pas unique et que les transferts d'électrons nécessitent la participation d'une chaîne très longue de transporteurs. Grâce à des excitations par des longueurs d'onde très précises, on a pu mettre en évidence l'existence de deux centres photochimiques : le *photosystème I* (λ = 680, 700 nm) et le *photosystème II* (λ = 660, 670 nm). Ces ensembles pigmentaires renferment en proportions différentes les deux chlorophylles (*a* et *b*). L'excitation du photosystème I produit plus ou moins directement la réduction de la ferrédoxine, transporteur qui réduit à son tour le NADP. Le photosystème I récupère l'électron qui provient de l'excitation du photosystème II. Entre les deux, se situe toute une chaîne de transporteurs : plastoquinone, cytochrome b_6, cytochrome b_{559}, plastocyanine et cytochrome f. Les différences de potentiels d'oxydoréduction entre ces transporteurs permettent la libération d'énergie, laquelle est utilisée pour la synthèse de molécules d'ATP. Enfin, le photosystème II retourne à l'état stable grâce à l'apport d'électrons provenant de la décomposition de l'eau.

Dans l'énumération de toutes ces réactions se déroulant dans les membranes chloroplastiques, il n'a toujours pas été question du gaz carbonique. En effet, ces réactions primaires, qui nécessitent l'apport d'énergie lumineuse, n'ont pour effet que la synthèse de $NADPH_2$, la formation d'ATP et la libération d'oxygène.

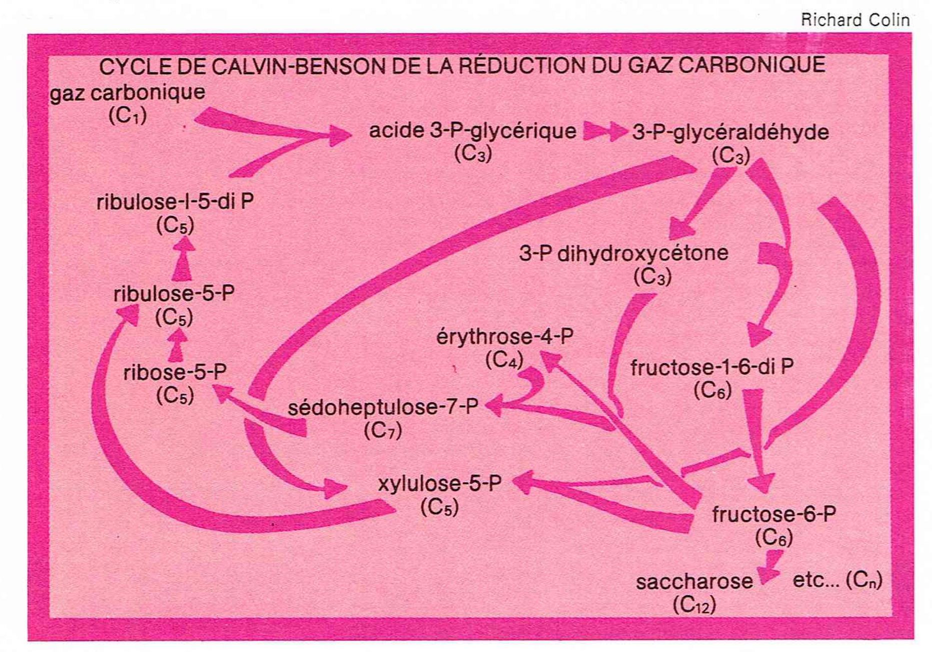
La fixation du gaz carbonique constitue une seconde phase, qui peut se dérouler dans l'obscurité. Elle exige seulement la présence de l'enzyme de carboxylation et d'un substrat. Les étapes de ces réactions, dites « sombres », ont été reconnues en réalisant des carboxylations courtes mais de durées variables (cinétiques), avec comme source de gaz carbonique des molécules contenant un isotope du carbone, le ^{14}C. Après la fixation du matériel et l'analyse par chromatographie des produits formés au cours de la cinétique, on a pu décrire tout un cycle de réactions *(cycle de Calvin)* qui comprend les phases essentielles suivantes : carboxylation (sur un glucide en C_5, donc formation de deux trioses en C_3), réductions (grâce au $NADPH_2$), synthèse d'hexose phosphorylé (grâce à l'ATP) et régénération du pentose accepteur (en passant par des glucides en C_4 et en C_7). Tout cet engrenage métabolique est très rapide; il est catalysé par un équipement enzymatique se trouvant en solution dans le stroma des chloroplastes. Le bilan global en est la synthèse de fructose-phosphate (hexose) qui est à l'origine de la formation d'autres glucides : saccharose, amidon, etc.

Les corps organiques formés sortent des chloroplastes et sont distribués dans toutes les parties de la plante. Cette redistribution n'est pas un phénomène simple et nécessite la participation d'un tissu spécial constitué de longues cellules disposées bout à bout et dont les parois transversales sont perforées comme des cribles, d'où leur nom de *tubes criblés.* Ces tubes sont bordés de cellules compagnes qui assurent le transfert des molécules lorsque celles-ci ne peuvent passer à travers les cribles. Rappelons que ce tissu, le phloème, jouxte le xylème dans les nervures des feuilles, dans les pétioles et au centre des tiges et des racines. La solution qui véhicule dans le phloème les molécules organiques synthétisées par la plante, porte le nom de *sève élaborée.* Dans la tige, le phloème, ou liber, est en position périphérique par rapport au xylème, ou bois; si on décortique sur une courte distance ou si on pince et qu'on écrase la partie périphérique, on bloque la circulation de la sève élaborée, laquelle s'accumule donc en amont, c'est-à-dire du côté des feuilles. Si des fruits se trouvent dans cette portion du courant, ils profiteront au maximum de cette sève. C'est là un procédé utilisé pour les rendre plus gros et plus riches en sucres.

On peut donc schématiser le processus de synthèse de la façon suivante : d'abord, convergence de l'eau (par la sève brute) et du gaz carbonique vers les chloroplastes des feuilles; là, déroulement des mécanismes complexes de synthèse, sous l'effet énergétique de la lumière; ensuite, distribution à toute la plante des corps organiques formés, véhiculés par la sève élaborée.

▼ *Deuxième phase de la photosynthèse : le cycle de Calvin-Benson; fixation du gaz carbonique et synthèse de sucres.*

Richard Colin





Marka

▲ *Système d'irrigation par infiltrations latérales. L'alimentation hydrique est une cause puissante de variations d'intensité de la photosynthèse; son action est essentielle sur les stomates qui commandent la voie d'entrée du gaz carbonique dans la feuille.*

L'intensité et le rendement de la photosynthèse; leurs variations

L'intensité de la photosynthèse

L'intensité de la photosynthèse est la quantité de gaz carbonique fixé ou d'oxygène dégagé ou, enfin, de matière organique synthétisée dans l'unité de temps et par une quantité unitaire de matière végétale. Le mode d'expression dépend souvent de la méthode de mesure. Lorsque l'on exprime l'intensité de photosynthèse d'une feuille, l'unité biologique de référence la plus employée est l'unité de surface foliaire. Par exemple, une feuille de Graminée fixe $500 \cdot 10^{-9}$ kg de gaz carbonique par m^2 de surface foliaire et par seconde. Mais la feuille respire, c'est-à-dire qu'elle est le siège d'échanges gazeux qui sont exactement l'inverse des échanges photosynthétiques. Par sa respiration elle absorbe de l'oxygène et rejette du gaz carbonique.

La valeur donnée en exemple est donc un bilan des échanges : on l'appelle *intensité de photosynthèse nette* ou, mieux, *assimilation nette*. La *photosynthèse brute* est égale à la photosynthèse nette (bilan mesuré) à laquelle on ajoute la valeur des échanges respiratoires. En fait, la différence n'est pas très importante : la respiration représente, à la lumière et dans des conditions normales, environ 1/10 des échanges photosynthétiques.

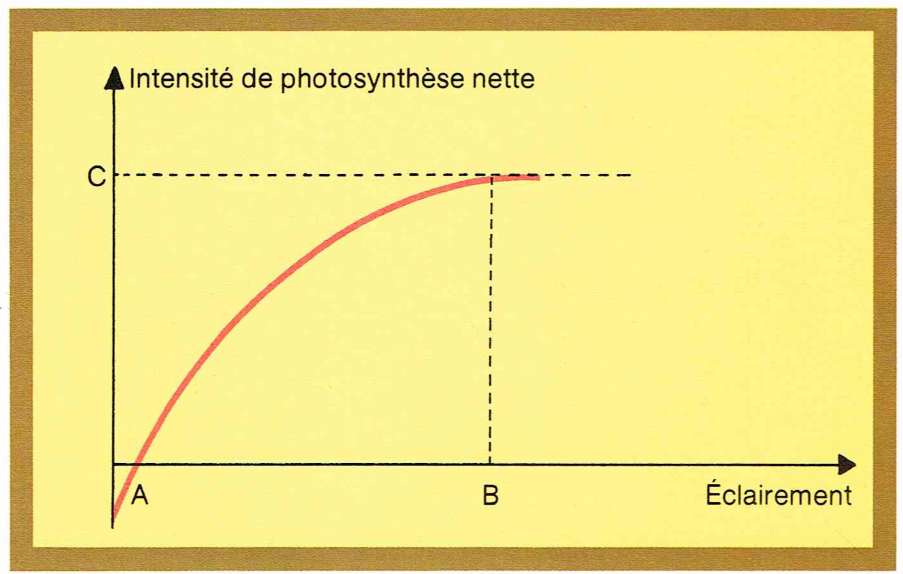
— L'intensité de la photosynthèse est extrêmement *variable d'une espèce à l'autre*. L'expérience courante nous montre que certaines espèces, les plantes des sous-bois par exemple, sont incapables de vivre en pleine lumière; d'autres au contraire, telles les plantes des prairies, exigent la pleine lumière. Les plantes d'ombre ont une intensité photosynthétique très inférieure à celle des plantes de lumière, dans un rapport qui peut être de 1 à 4.

— L'intensité de la photosynthèse varie pour une même espèce en fonction de l'*âge des feuilles*. Pour une même feuille, elle dépend des conditions de l'environnement. Une de ces conditions est, bien entendu, l'intensité de la lumière incidente à un moment donné. Cependant, de façon courante, en pleine lumière cela n'est pas un facteur limitant. Cela ne le devient en général que lorsque, pour une raison ou pour une autre, un ombrage passager ou encore le matin ou le soir, l'intensité d'éclairement est égale ou inférieure à un dixième de sa valeur de plein jour.

— Un facteur limitant beaucoup plus constant est la *teneur de l'air en gaz carbonique*. Le gaz carbonique dans l'air est à la concentration moyenne de 0,03 % en volume. Or, l'intensité photosynthétique de presque toutes les plantes est maximale pour une concentration en gaz carbonique de 0,1 %. C'est pourquoi, dans une serre ou une enceinte quelconque de culture, un apport de gaz carbonique améliore considérablement la productivité végétale. C'est également pourquoi, dans les cultures artificielles d'Algues, on fait barboter du gaz carbonique dans la solution nutritive.

— L'*alimentation hydrique* est également une cause puissante de variations de l'intensité de la photosynthèse. Son action est essentielle sur la fermeture ou l'ouverture des stomates, lesquels représentent la seule voie d'entrée du gaz carbonique dans la feuille. Des variations de teneur en eau peuvent également jouer sur la vitesse des réactions primaires et de transport des produits formés. Ainsi, une bonne hydratation des tissus est favorable à une intensité de photosynthèse élevée; les agriculteurs l'ont bien reconnu qui pratiquent un arrosage artificiel permanent en champ à grande échelle.

— Il existe d'autres causes de variations, qui constituent les paramètres climatiques de l'environnement



Richard Colin

▲ *Courbe de l'***intensité de photosynthèse** *nette en fonction de l'***éclairement :** *A, point de compensation lumineux, c'est-à-dire valeur pour laquelle la photosynthèse est compensée par le rejet respiratoire de* CO_2*; B, point de saturation lumineux; C, plateau de saturation ou photosynthèse maximale.*

photosynthétique; on peut citer la *longueur d'onde de la lumière incidente* (voir ce qui a été dit précédemment concernant l'effet des longueurs d'onde sur les pigments photorécepteurs), la température, et la nutrition minérale, qui affecte les processus de synthèse des molécules impliquées dans la réaction.

Le rendement photosynthétique

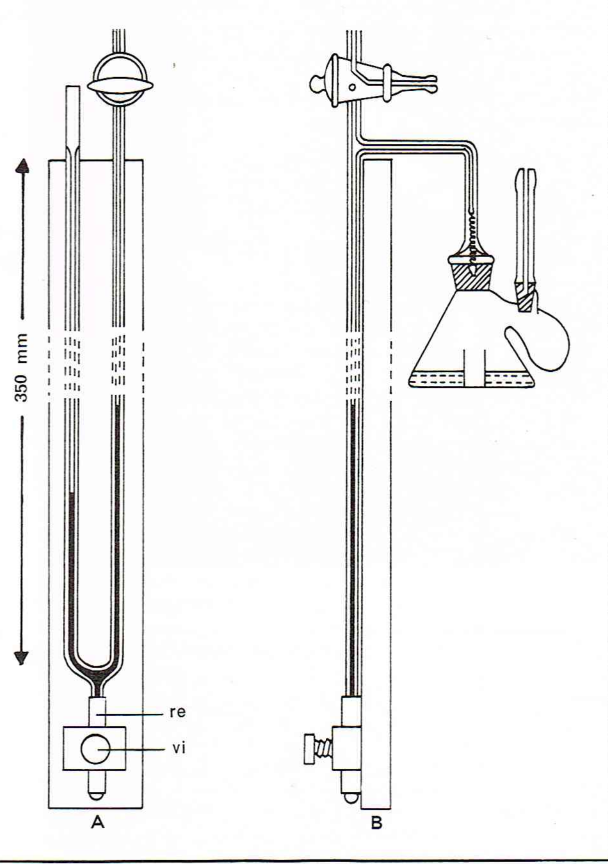
Le rendement photosynthétique est le rapport qu'on peut établir entre la quantité d'énergie reçue et la quantité d'énergie fixée. Cette définition est donc très exactement la même que celle du rendement d'une machine énergétique. Si l'on se place dans les meilleures conditions, sans aucun facteur limitant, le rendement de la machine photosynthétique est de l'ordre de 20 %. On peut calculer que la fixation d'une molécule de gaz carbonique exige de 8 à 10 quanta d'énergie photonique. Dans la nature, le rendement est beaucoup plus faible, de l'ordre de 0,1 à 1 %. Par des méthodes culturales appropriées, on peut améliorer ce rendement grâce à une utilisation convenable de la lumière.

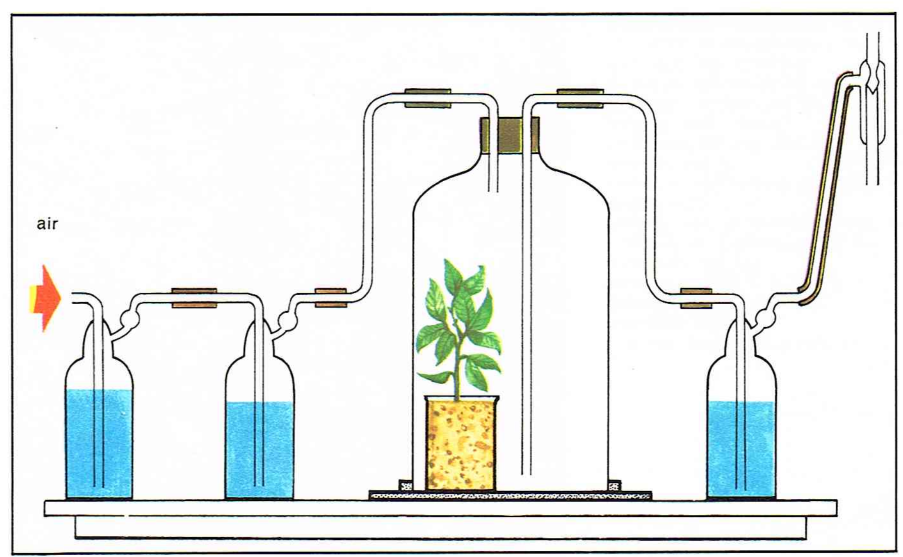
La production de matière organique dans un système écologique et dans le monde

La fonction végétale que nous venons de décrire constitue la clef de voûte de tout le système biologique sur la terre. En effet, c'est par la photosynthèse et par elle seule que de la matière organique est synthétisée à partir de molécules minérales. Cette matière organique peut être ensuite absorbée, transformée ou dégradée par d'autres êtres vivants. Elle leur apporte l'énergie nécessaire et les éléments moléculaires utiles pour leur croissance et leur entretien, c'est-à-dire la nourriture qu'exige tout être vivant pour survivre.

Imaginons une étendue sans vie, un désert, une succession de dalles rocheuses, un lac qui se forme en amont d'un barrage, etc. Il ne s'y développera une vie animale que si, en « pionniers », s'y développent d'abord des végétaux; en effet, seuls ces derniers seront à même d'accumuler de la nourriture organique. C'est pourquoi, dans un système écologique, on les appelle des *producteurs*. Un système écologique ou *écosystème* est un ensemble d'êtres vivants, animaux, végétaux et Bactéries, qui vivent dans un territoire donné, défini par des paramètres physico-chimiques compris entre des limites précises. Un étang, une forêt, une prairie ou un estuaire sont des écosystèmes. Tous les êtres vivants qui s'y développent sont exigeants vis-à-vis de ces paramètres : que la température ou la composition minérale (la salinité) changent, que la composition de l'air ou la quantité de lumière soient modifiées, et c'est tout l'écosystème qui se transforme. Mais il y a plus dans la définition d'un écosystème : entre tous ces êtres vivants il existe un

C. Bevilacqua





▲ *A gauche, représentation schématique du système manométrique de* Warburg *qui permet de mesurer le volume des gaz échangés : A, manomètre; B, l'ensemble manomètre et flacon; re, réservoir du fluide du manomètre; vi, vis de régulation. A droite, appareillage utilisé pour mettre en évidence la* respiration *des plantes vertes.*

réseau complexe de transferts de substances; des relations très précises se créent entre eux, relations qui sont pour une part importante des relations de nutrition. A la base donc de l'écosystème se trouvent immanquablement les *producteurs,* c'est-à-dire les végétaux verts, qui, grâce à leur fonction photosynthétique, fournissent aux *consommateurs* que sont les animaux les aliments organiques indispensables.

A l'échelle du monde entier, le raisonnement est le même. Il faut que les producteurs, généralement cultivés, soient en quantité telle que les consommateurs (dont les hommes font partie) trouvent une nourriture suffisante. A cette échelle, les estimations sont bien difficiles et les valeurs proposées éloignées les unes des autres. Cependant, on peut raisonnablement estimer qu'environ 40 milliards de tonnes de carbone sous forme organique sont synthétisés annuellement par les végétaux du globe, soit environ 100 milliards de tonnes de matière organique sèche. Cette production est sensiblement égale sur les terres (prairies, steppes, forêts, cultures diverses...) et dans les océans (phytoplancton et Algues fixées). Signalons que les besoins des hommes sont, sur la base d'une ration alimentaire minimale, de 300 à 400 millions de tonnes de carbone organique par an. L'activité productrice des végétaux serait donc très excédentaire; il faut souligner que l'homme ne peut ou ne sait utiliser qu'une infime partie de la masse produite pour sa nourriture et que, de plus, il ne la répartit pas également.

La respiration

Généralité du phénomène et mise en évidence

Il serait faux de dire que la respiration est la réaction inverse de celle que nous venons de décrire. Elle met en jeu des processus métaboliques tout différents et se déroule en des lieux cellulaires distincts. Cependant, on peut résumer la fonction respiratoire en inversant pratiquement le sens de la flèche utilisée pour résumer la photosynthèse. En effet, globalement, la respiration est la destruction, par un apport d'oxygène, d'une molécule organique, un sucre par exemple, et le résultat en est la production de molécules de gaz carbonique et d'eau avec libération d'énergie.

Cette réaction, qui est bien évidente chez les animaux, existe tout autant chez les végétaux. La seule différence est que, chez la plupart des animaux, des organes spéciaux assurent par des mécanismes rythmés l'aspiration de l'oxygène et l'expiration du gaz carbonique et de la vapeur d'eau, alors que, chez les plantes, de tels organes n'existent pas. Une pointe de racine, une feuille, un fragment de tige, une fleur ou une germination respirent; les échanges gazeux se font régulièrement par les épidermes et préférentiellement par les stomates quand ceux-ci existent.

Étant donné que la respiration se déroule également à la lumière et à l'obscurité (on abordera plus loin la photorespiration), on a tout intérêt à se placer à l'obscurité pour la mettre en évidence : on élimine ainsi les échanges photosynthétiques. Si l'on place des plantes dans une enceinte obscure où l'on fait passer un courant d'air privé de gaz carbonique, on constate, à la sortie de l'enceinte, que l'air s'est enrichi en gaz carbonique. Un animal placé avec la plante manifesterait des symptômes d'asphyxie par manque d'oxygène. Ainsi, il n'est pas bon de dormir la nuit dans une pièce mal aérée et contenant une grande quantité de plantes (par contre, les plantes grasses, qui sont capables de fixer du gaz carbonique à l'obscurité, assainissent la pièce). Il faut signaler cependant, à ce sujet, que le malaise que l'on risque de ressentir est souvent dû plus aux émanations aromatiques des fleurs qu'à un véritable manque d'oxygène.

S'il est donc facile de mettre en évidence les échanges gazeux respiratoires, on peut également déceler le phénomène respiratoire végétal par deux autres aspects de la réaction : la perte de matière organique et la libération d'énergie. Si on maintient pendant plusieurs jours une plante à l'obscurité, on constate que non seulement elle s'étiole, mais qu'elle perd également de son poids. Son allongement (elle file) ne correspond pas à une prise de poids exprimé en matière sèche, bien au contraire. L'énergie libérée par la respiration peut être utilisée par la plante pour réaliser diverses synthèses, mais une partie de cette énergie est perdue sous forme de chaleur. Cette production de chaleur est facile à déceler. Ainsi, si on place un thermomètre au sein d'organes qui respirent activement, comme un tas de graines en germination, ou dans le cœur d'une fleur qui s'épanouit, on constate que la température y est supérieure à la température ambiante.

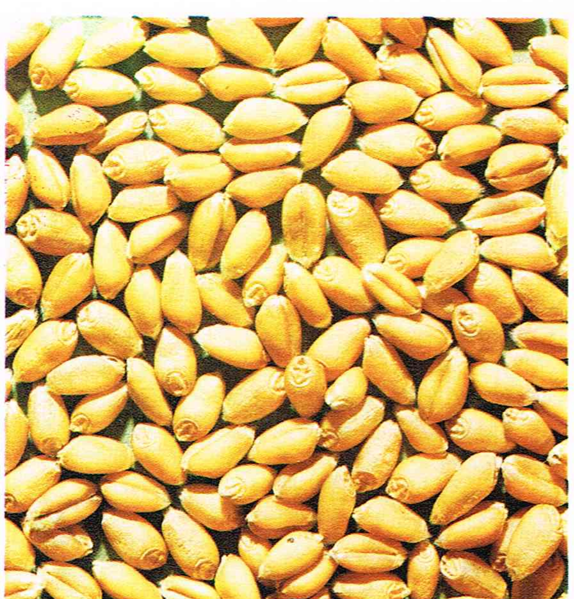
Toutes ces observations mettent en évidence le phénomène respiratoire. Il suffit de perfectionner les dispositifs et de rendre les mesures plus fines et plus rigoureuses pour estimer l'intensité de la respiration. C'est ce que l'on réalise avec un appareil manométrique, qui, dans un tube capillaire, mesure très exactement le volume des gaz échangés.

L'intensité respiratoire et ses variations

L'intensité respiratoire est définie en utilisant les mêmes références que celles qui ont servi à définir l'intensité de photosynthèse; il suffit de prendre soin d'inverser les

◀ *Page ci-contre, en bas, colonisation de roches siliceuses par des Lichens, des Mousses et quelques touffes de végétaux supérieurs. Cette vie végétale conditionne, en y accumulant de la nourriture organique, le développement animal ultérieur.*

▶ L'intensité respiratoire est extrêmement variable suivant les organes et les différentes régions d'un même organe; ainsi, des grains de blé sec (à gauche) n'absorbent que des quantités infimes d'oxygène par rapport à des grains en germination (à droite) qui en utilisent 4 000 à 5 000 fois plus pour le même poids de matière et dans le même temps.



Archives P2



Archives P2

termes des échanges gazeux. Ainsi, l'intensité respiratoire équivaut à la quantité de gaz carbonique rejeté ou d'oxygène absorbé par unité de matériel biologique et par unité de temps. Pour étudier la respiration d'une feuille, on peut, comme pour la photosynthèse, utiliser l'unité de surface foliaire; mais si l'on veut mesurer la respiration d'autres organes (racines, graines, etc.), on prend pour référence l'unité de masse de matière sèche ou fraîche, voire même l'unité de masse de protéines contenues dans l'organe analysé.

— L'intensité respiratoire est extrêmement variable suivant les organes et les différentes régions d'un même organe. Une pointe de racine peut absorber de 5 000 à 10 000 μl d'oxygène par gramme de matière sèche et par heure, alors qu'une tranche de racine de carotte n'en absorbe que 500 μl pour les mêmes unités de référence. Un grain de blé sec (comme toute graine sèche) n'absorbe que des quantités infimes d'oxygène (0,05 μl par gramme de matière sèche par heure); quatre heures seulement après sa mise en contact avec de l'eau, avant même que la germination se manifeste extérieurement, il en absorbe 1 000 à 2 000 fois plus; au bout de 24 heures de germination, l'intensité respiratoire peut s'élever à 4 000 ou 5 000 μl d'oxygène absorbé par le même poids de matière et pendant le même temps. Si les différentes parties d'une fleur respirent activement, les étamines et le pistil respirent plus que les pétales ou les sépales.

— L'intensité respiratoire est sensible à toute une série de facteurs qui peuvent atteindre la plante : la composition gazeuse de l'atmosphère ambiante (tout particulièrement, la teneur en oxygène), la température, les causes pathologiques, maladies ou blessures, et la lumière elle-même.

La disponibilité de l'oxygène aux sites cellulaires de la respiration pose un problème sérieux, car la diffusion de ce corps se fait à une vitesse très faible dans les tissus serrés et hydratés, sa solubilité dans l'eau étant faible. Cette difficulté de circulation peut causer des fermentations locales. Dans ces conditions, le dégagement de gaz carbonique n'est donc pas lié à la diminution de l'oxygène disponible, et on note même souvent, lorsque la teneur en oxygène diminue, une augmentation paradoxale de la consommation des substrats glucidiques. C'est ce que l'on appelle l'*effet Pasteur*. Le mécanisme de cet effet n'est pas entièrement élucidé. Cependant, son incidence pratique est importante lorsque, au cours de la conservation d'organes végétaux frais, riches en glucides comme les fruits, on établit la composition de l'atmosphère de l'enceinte de stockage : une concentration en oxygène trop grande provoque une respiration préjudiciable au maintien des réserves sucrées, une concentration trop faible provoque l'effet Pasteur et donc un effet identique sur la perte en sucres; une concentration optimale est donc à établir pour chaque cas.

Le Q_{10} est un coefficient souvent utilisé pour caractériser l'importance de la variation d'un processus physiologique en fonction de la température. C'est le rapport des vitesses d'une réaction lorsque celle-ci a lieu à deux températures qui diffèrent de 10 °C. Entre 5 °C et 25 °C, le Q_{10} pour la respiration d'organes végétaux est compris entre 2 et 2,5. Au-delà de ces températures, le Q_{10} diminue; pour la plupart des plantes des régions tempérées, l'intensité de la respiration décroît rapidement à partir de 35 °C ou 40 °C, comme presque toutes les autres fonctions métaboliques, et on atteint la température limite supérieure compatible avec le maintien en vie des organismes. Du reste, les limites inférieures et supérieures sont fort variables avec les espèces. Les Conifères des pays froids ou les Bactéries qui se développent dans les crèmes glacées ont une respiration notable à — 10 °C ou — 20 °C. Les Algues des eaux thermales et les Bactéries qui vivent dans les sources chaudes supportent des températures normalement abiotiques de 60 °C et même 90 °C.

— Les infections par des Champignons pathogènes augmentent l'intensité respiratoire des feuilles parasitées. Les blessures et les lésions qui affectent les organes végétaux augmentent localement, parfois de façon considérable, cette intensité. Ce phénomène est à prendre en compte quand, pour une analyse donnée, on prélève une feuille ou que l'on en découpe une rondelle : il se peut que les résultats obtenus ne reproduisent pas fidèlement les intensités fonctionnelles de l'organe en place. L'accélération de la respiration due à des infections ou des blessures n'est pas étrangère au développement rapide des boutons floraux et à la fanaison des fleurs coupées.

Les mécanismes respiratoires n'exigent pas l'apport d'énergie lumineuse. Ils ne sont cependant pas insensibles à la lumière, et cela pour plusieurs raisons. L'intensité respiratoire d'un organe donné est liée à la quantité de substrat disponible. Or, celui-ci provient de l'activité photosynthétique; il est donc prévisible que le métabolisme à la lumière influera sur le métabolisme respiratoire. Mais une action plus directe de la lumière a été reconnue depuis quelques années. A la lumière, certaines voies du métabolisme cellulaire sont ouvertes ou accélérées, et aboutissent à la formation d'acide glycolique rapidement oxydé et décomposé en gaz carbonique. Cette *photorespiration* peut être suffisante pour abaisser de façon importante la productivité de certaines plantes. Les physiologistes qui recherchent des moyens d'augmentation de la production végétale étudient ce phénomène et tentent de sélectionner des plantes à photorespiration faible, donc à productivité plus élevée.

Le quotient respiratoire et ses variations

Le quotient respiratoire (QR) est le rapport entre la quantité de gaz carbonique dégagée et la quantité d'oxygène absorbée. Il renseigne théoriquement sur le type de substrat qui est principalement consommé par la respiration d'un tissu. En effet, si une réaction exige

6 molécules d'oxygène pour décomposer un glucide à 6 atomes de carbone en produisant 6 molécules de gaz carbonique, le QR est égal à 1. Lorsque, par la mesure des échanges gazeux, on arrive à cette valeur, on peut affirmer que l'organe analysé utilise préférentiellement ses glucides. C'est ce que l'on constate dans les premiers temps de la germination d'une graine amylacée (un grain de blé ou de haricot). Les lipides, qui renferment dans leur molécule beaucoup moins d'oxygène que les glucides, en exigent plus pour libérer la même quantité de gaz carbonique; le QR d'un organe qui consomme principalement des lipides sera inférieur à 1 (en moyenne voisin de 0,7). C'est ce que l'on peut constater lors de la germination des graines oléagineuses. A l'inverse, la dégradation des acides organiques, très riches en oxygène, élève le QR à des valeurs très supérieures à 1. Pour les protides, un calcul identique fait apparaître un QR compris entre 0,8 et 0,9.

La valeur du QR indique donc en principe la nature du substrat. Ce renseignement n'a toutefois pas une valeur absolue, car un organe qui respire n'est pas un appareil à combustion qui brûle un seul type de carburant. De plus, dans un organe, toute une série d'autres réactions peuvent se développer, faisant intervenir des fixations d'oxygène ou des rejets de gaz carbonique qui ne concernent pas la respiration : par exemple, la transformation des glucides en lipides, qui est très intense lors de la maturation des graines oléagineuses, produit de l'oxygène réutilisé pour l'oxydation des glucides; ainsi, les tissus puisent moins de ce gaz à l'extérieur, et le bilan global des échanges fera donc apparaître un QR supérieur à 1 (1,5 environ). Une graine oléagineuse aura donc un QR de maturation supérieur à 1 (transformation glucides-lipides) et, au cours de sa germination, un QR inférieur à 1 (oxydation des lipides). Il peut même être inférieur à la valeur théorique de 0,7 si, en plus de l'oxydation des lipides, interviennent des transformations de lipides en glucides, comme c'est très souvent le cas dans ces germinations.

On peut citer d'autres métabolismes qui modifient la valeur du QR apparent : la conversion des glucides en acides organiques (QR $\leqslant$ 0,3), la réduction des nitrates (QR $\simeq$ 1,5), la carboxylation non photosynthétique (QR très bas), les fermentations des tissus asphyxiés (QR très élevé).

Les crises respiratoires des plantes

Au cours de la vie d'une plante, l'intensité de la respiration connaît à certains moments des valeurs particulièrement élevées. Les exigences en substrats sont alors très fortes, et si, avant ces crises, les mécanismes de synthèse n'ont pu assurer une réserve suffisante, le développement s'en trouve perturbé, ce qui peut provoquer la mort de la plante ou de l'organe. Ces crises apparaissent, normalement, à trois moments de la vie d'une plante : lors de la germination, lors de la floraison (plus particulièrement, à l'épanouissement des fleurs) et en fin de maturation des fruits. Cette dernière période, appelée *crise climatérique,* correspond à des transformations profondes des constituants du fruit qui lui font acquérir sa saveur définitive et sa qualité. Au-delà de cette crise, le fruit entre en sénescence.

Les mécanismes cellulaires

A l'échelle cellulaire, il n'existe pas de différences importantes entre les mécanismes respiratoires des animaux et ceux que l'on décèle dans les cellules végétales. Ces mécanismes peuvent se diviser en quatre groupes de réactions : les dégradations des grosses molécules organiques en molécules plus petites, les déshydrogénations et les décarboxylations, les transferts d'hydrogène et d'électrons et, enfin, la libération d'énergie et sa mise en réserve.

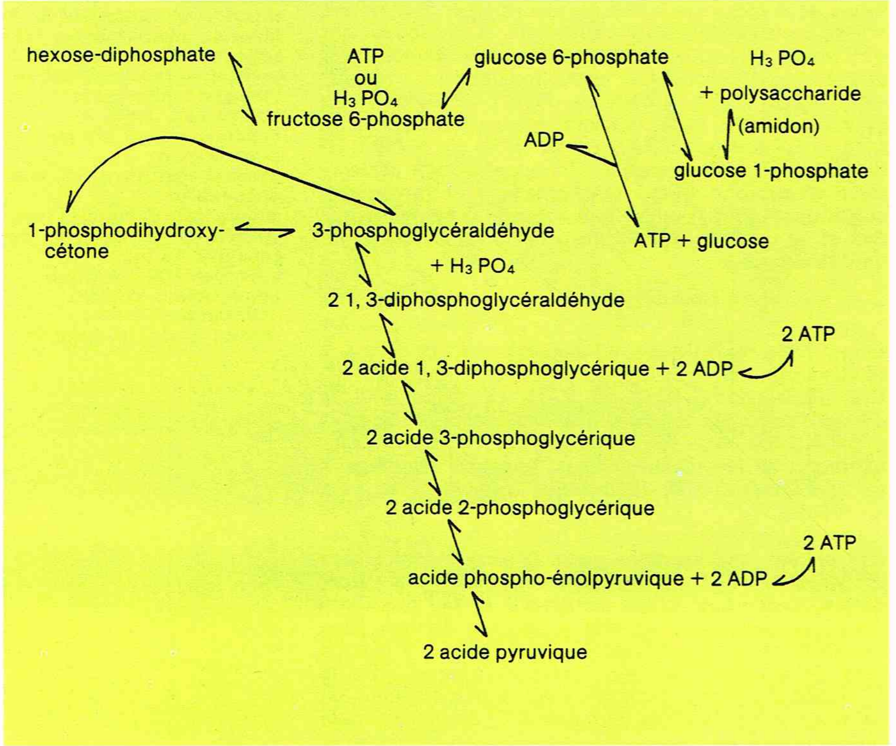
La dégradation des molécules débute par des hydrolyses qui libèrent les molécules unitaires (oses, acides gras ou acides aminés), qui sont ensuite complètement oxydées en produisant du gaz carbonique et de l'eau. Cette étape, la *desmolyse,* se réalise par une longue série de réactions qui constituent les voies propres à chaque type de substrat mais qui toutes convergent vers la formation d'acides organiques, dont le plus fréquent est un acide à trois atomes de carbone : l'acide pyruvique ou son produit de déshydrogénation, l'acétyl coenzyme A. A partir de ces corps, un cycle de réactions entre les acides organiques aboutit à la destruction de l'acide pyruvique par l'intermédiaire d'une succession de trois décarboxylations et de cinq déshydrogénations.

Ce cycle a été proposé, en 1937, par le biochimiste anglais H. A. Krebs. Il débute par la condensation d'un dérivé de l'acide pyruvique en un acide à trois groupes carboxyle (COOH), l'acide citrique. C'est pour cette raison que cette véritable plaque tournante du métabolisme respiratoire est appelée soit le *cycle de l'acide citrique,* soit le *cycle des acides tricarboxyliques,* soit enfin le *cycle de Krebs.* Il s'agit d'une boucle de réactions, c'est-à-dire d'une série réactionnelle qui aboutit à la formation d'un substrat-accepteur propre à une synthèse permettant l'introduction d'une molécule extérieure qui alimente le cycle. Cet accepteur final est un acide dicar-



C. Nardin - Jacana

◀ ***Les* infections *par des Champignons pathogènes, ici une feuille de* Betula pubescens *parasitée, augmentent l'intensité respiratoire des organes atteints.***



Richard Colin

▲ ***Représentation schématique de la glycolyse d'après Embden-Meyerhof.***

boxylique, l'acide oxaloacétique, qui se combine à l'acide pyruvique *via* l'acétyl coenzyme A pour fermer la boucle et l'alimenter.

Les décarboxylations qui interviennent à différents points de cette série de réactions constituent la source du gaz carbonique respiratoire. Les déshydrogénases fournissent un pouvoir réducteur qui sera transmis, par étapes et par des transporteurs successifs, à l'oxygène pour former des molécules d'eau. C'est donc là, et là seulement, que l'on voit intervenir l'*oxygène respiratoire,* lequel fonctionne comme accepteur d'hydrogène et jamais comme oxydant direct des molécules organiques. Si la formule globale de la respiration peut s'écrire comme une combustion, le mécanisme des réactions successives ne correspond pas à une telle simplification, qui confine à l'erreur.

Le bilan de l'oxydation complète de l'acide pyruvique fait apparaître de l'*énergie,* qui est un des produits de la respiration. Cette énergie est partiellement perdue en chaleur mais, lorsque les transferts se font normalement, l'énergie est fixée sous forme de liaisons riches, essentiellement les liaisons phosphate de l'ATP. Cette mise en réserve de l'énergie peut servir à des synthèses de molécules organiques à partir des intermédiaires de la desmolyse. C'est pourquoi il serait erroné de considérer les mécanismes cellulaires de la respiration comme des destructions pures et simples du matériel organique, même si le bilan global quantitatif est déficitaire. La redistribution qualitative des squelettes carbonés et de l'énergie constitue un aspect important et positif du métabolisme respiratoire.

Les premières étapes de la desmolyse se réalisent dans des sites dispersés de la géographie cellulaire, mais les étapes finales (cycles principaux), les transports d'hydrogène et les synthèses d'ATP sont localisés dans une classe d'organites cellulaires : les *mitochondries,* inclusions cytoplasmiques de 1 μm de diamètre. On a pu montrer qu'à l'intérieur même du système membranaire de ces dernières, fait de crêtes et de replis internes, les différentes chaînes respiratoires ont des localisations fort précises.

Les fermentations

C'est par la fermentation que l'on produit de l'alcool ou des acides, l'acide acétique et l'acide lactique par exemple. Ce processus s'accompagne d'un dégagement de gaz carbonique et de la transformation des substrats glucidiques. Chacun peut se rendre compte de la fermentation d'un jus sucré : une conserve mal stérilisée produit un dégagement gazeux et une acidification ou une alcoolisation du milieu. Mais, si la stérilisation est bonne, cette dégradation ne se produit pas. En effet, les fermentations sont l'œuvre principalement de micro-organismes, les Bactéries. Cependant, dans des conditions particulières mais non exceptionnelles, les tissus des plantes supérieures présentent également des manifestations fermentaires.

La condition essentielle pour qu'un tissu fermente, c'est que la pression partielle en oxygène descende à des valeurs basses, inférieures à 10 %. Ces conditions se réalisent facilement au sein d'un organe compact et sucré, un fruit par exemple. On peut également les observer au sein d'une graine humidifiée où l'embryon, formé de cellules richement pourvues en équipement respiratoire, pompe activement l'oxygène disponible dans les quelques espaces voisins : si les téguments restent imperméables, en particulier à l'oxygène, on observe dans ces toutes premières phases de la germination des fermentations locales. Un phénomène identique peut apparaître, pour des raisons similaires, au centre d'un bourgeon présentant des écailles imperméables. Mais dans tous ces cas, qui n'ont rien de pathologique, rapidement, l'éclatement des barrières permettra l'apport d'oxygène nécessaire à la complète destruction des intermédiaires formés, alcools ou acides organiques.

Les mécanismes de la fermentation débutent comme ceux de la respiration, par la *desmolyse,* qui aboutit à la formation de cet acide organique dont nous avons vu le rôle capital dans le métabolisme respiratoire : l'acide pyruvique. Sa décarboxylation donne naissance à de l'aldéhyde acétique en même temps qu'elle est la source du gaz carbonique. La réduction de l'aldéhyde produit l'alcool éthylique. Si la réduction porte directement sur l'acide pyruvique, on a la formation d'acide lactique.

L'anaérobiose, qui provoque la fermentation dans les tissus des plantes supérieures, ne peut se maintenir longtemps car son rendement énergétique est très bas : la destruction d'une quantité considérable de sucre est nécessaire pour produire une quantité d'énergie très faible. Alors qu'une molécule de glucose produit par respiration 673 calories, par fermentation et production d'alcool elle n'en produit que 33. De plus, les produits intermédiaires formés par fermentation s'accumulent dans les tissus et produisent de véritables intoxications.

LES FONCTIONS LIÉES AU DÉVELOPPEMENT DES PLANTES

Les fonctions d'échange qui viennent d'être décrites peuvent être réunies sous le terme global de *métabolisme*. Elles concernent les modifications ou les déplacements de molécules liés à la vie des plantes. Elles se réalisent à tous les instants et accompagnent les transformations morphologiques et cytologiques. C'est parce que le métabolisme est le commun dénominateur de toutes les manifestations vitales que nous lui avons attribué la première place et lui avons consacré un développement plus long qu'aux fonctions qui se concrétisent par des modifications évidentes de la plante, telles que la *germination,* la *floraison* ou la *croissance*.

Mais la description du métabolisme ne suffit en aucun cas à décrire la physiologie complète d'un organisme. S'il est vrai que la description de la germination ne peut se faire sans se référer au métabolisme qui la caractérise, elle serait incomplète sans la description des transformations de formes et de volumes qu'elle implique. Il en va de même de toutes les fonctions qui sont liées au développement de la plante et en constituent les modalités. De plus, chaque type de transformation morphologique est sous le contrôle de substances hormonales, dont la nature, le rôle et le mode d'action constituent des aspects capitaux indispensables à la connaissance du développement.

Avant que la graine germe ou que le bourgeon s'épanouisse, il existe toute une *vie ralentie,* ou *dormance,* qui présente ses propres particularités. Nous suivrons dans la série des fonctions de développement l'ordre chronologique de la vie d'une plante supérieure ou de l'un de ses organes.

La vie ralentie, les dormances

Le développement par étapes

Si l'on suit la vie d'une plante, on constate que son développement n'est pas linéaire en fonction du temps. La croissance d'une tige et l'apparition des feuilles présentent des « temps morts ». Un bourgeon floral se forme, grandit, puis cesse de se transformer et une attente parfois longue est nécessaire avant qu'il ne s'épanouisse. Une graine mûrit, se détache du fruit et ne germe qu'après une phase stationnaire qui ne semble se distinguer de la mort que par la conservation des structures et de l'équipement moléculaire. On pourrait prendre des exemples à des échelles plus fines : ainsi, quand une tige se développe, son apex est le siège d'une suite continue d'activités de différenciation de territoires cellulaires successifs; quand un massif cellulaire se différencie pour donner une ébauche foliaire, le reste de l'apex est dormant.

Certains des rythmes évoqués ci-dessus ne paraissent pas, à première vue, surprenants car ils correspondent souvent au cycle des saisons ou des alternances de jour et de nuit. L'arbre entrerait en dormance au début de l'hiver, comme l'animal se terre dans l'attente de jours plus cléments. Cette analogie, apparemment évidente, ne résiste pas à l'observation du développement de plantes en conditions constantes. Bien que l'entrée en vie ralentie d'un organe ou d'un organisme ne soit pas sans rapport avec les conditions ambiantes, elle semble suivre un rythme indépendant, que certains appellent *interne*. Ce phénomène est général, tenter de le supprimer n'aboutit qu'à des échecs et parfois à la mort de la plante.

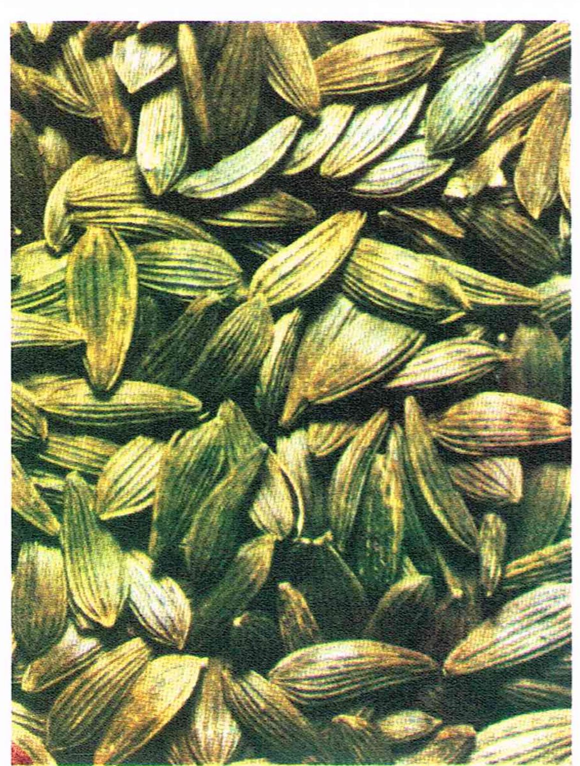
La dormance n'est pas seulement l'arrêt de développement. On peut obtenir un simple arrêt par une action répressive sur les facteurs qui favorisent le développement, la température ou l'humidité par exemple. Dès que l'on restaure les conditions favorables, le développement reprend sans retard. Mais la dormance est plus que cela; lorsqu'un organe ou une plante entière est en dormance véritable, toute modification de l'ambiance dans le sens favorable au développement sera sans effet. Des conditions internes, encore incomplètement élucidées, imposent et maintiennent l'état dormant.

Le cas des graines ou celui des organes souterrains sont clairs à ce sujet. L'industriel qui souhaite conserver les semences provoque des conditions thermiques, hydriques et de concentration en gaz défavorables au développement. Mais le stockage n'est pas une dormance, c'est une attente de conditions externes favorables.



E.P.S.

▲ *La condition essentielle pour qu'un tissu fermente, c'est que la pression partielle en oxygène descende à des valeurs inférieures à 10 %; cette condition se réalise facilement au sein d'un organe compact et sucré comme le fruit. Ici, fruits du framboisier noir* (Rubus occidentalis).



Archives B

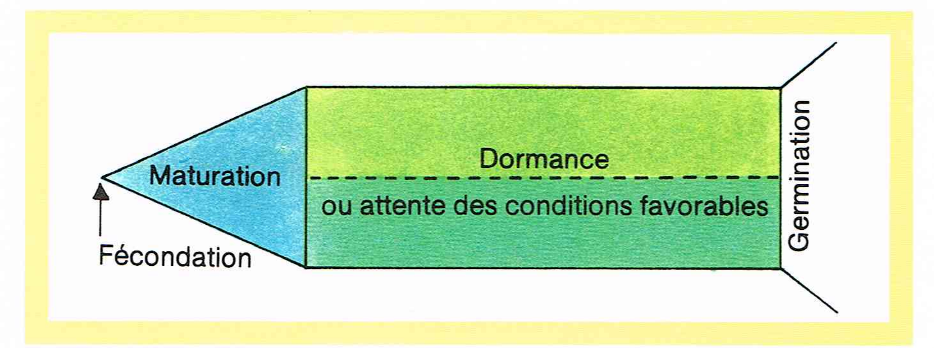
◀ *Le développement d'une plante n'est pas linéaire, il subit des périodes de vie ralentie, de dormance, au cours desquelles il prépare la reprise. Ici des semences de laitue « de printemps verte frisée » dont les semis ont lieu de février à mars pour les cultures de printemps.*

Ainsi, le cultivateur qui récolte des graines, des bulbes ou des tubercules sait bien que s'il veut une bonne germination de ces organes la saison suivante, il doit les placer dans des conditions favorables non seulement au stockage mais à cette vie ralentie, qui, secrètement (c'est-à-dire sans manifestation apparente), prépare la reprise. Ce sont ces conditions favorables à la dormance que nous étudierons maintenant.

Dormance et levée de dormance des semences

Une graine est une plante en miniature possédant une racine, une tige et des feuilles à l'état embryonnaire, le tout entouré de tissus chargés de substances d'accumulation ou de réserve : amidon, lipides ou protéines. L'ensemble constitué par l'embryon et les tissus de réserve est complètement, ou presque, enfermé dans des téguments. Ces trois parties : l'axe embryonnaire, les réserves et les téguments, proviennent de la transformation lente et régulière des ovules fécondés contenus dans les carpelles de la fleur. Arrivé à un certain stade de maturation, le développement cesse. La graine est apparemment mûre; elle est bien sèche, sa taille et son poids ne varient plus. Elle se détache souvent du fruit et tombe sur le sol. Deux cas se présentent.

— Certaines semences, lorsqu'elles sont sur le sol humide (la température est encore clémente : on est au début de l'automne), germent immédiatement. Ces semences n'exigent pas de dormance. Si l'on veut les conserver, il faut dès la récolte les préserver de l'humidité, les maintenir en température froide et, si possible, dans une atmosphère pauvre en oxygène. Ce sont là des conditions qui sont inverses de celles favorables à la germination.



Richard Colin

▲ *Représentation schématique de la vie d'une semence.*

— Cependant, généralement, les semences qui ont atteint leur complète maturation apparente ne sont pas capables de germer immédiatement, même si les conditions de l'environnement sont requises. Elles ont absolument besoin d'une période, plus ou moins longue, au cours de laquelle s'opèrent des transformations internes que l'on groupe sous le terme de *postmaturation*. Ces semences entrent en dormance. Pour qu'elles en sortent, c'est-à-dire pour qu'elles puissent germer dans des conditions favorables, il faut qu'elles subissent divers traitements, qui sont souvent assurés par les conditions naturelles du climat mais qui peuvent être reproduits artificiellement. C'est par cette dernière méthode que l'on détermine expérimentalement les conditions favorables à la dormance et que l'on en contrôle la levée.

La dormance peut être due simplement à la dureté et à l'imperméabilité des téguments. Dans ce cas, si on décortique la graine ou si on pratique une cassure ou une abrasion, la germination s'effectue. Une telle dormance n'est donc pas réelle : il s'agit d'une *dormance tégumentaire,* ou *superficielle,* qui peut être levée facilement. Dans la nature, certains phénomènes, comme la corrosion, l'attaque par les Bactéries du sol, ou le passage dans le tube digestif des Oiseaux, sont capables de modifier les téguments, de telle sorte qu'ils ne représentent plus une barrière d'imperméabilité. Mais il arrive parfois que leur résistance soit si grande que des moyens artificiels doivent être employés. C'est souvent cette résistance des téguments qui assure la survie des graines pendant des temps très longs. Des graines de *Canna* ont pu germer après une conservation que l'analyse archéologique nous permet d'estimer à cinq siècles. Les exemples ne sont pas rares de graines conservées un ou deux siècles. Il faut cependant se méfier de certaines estimations de conservation d'une durée spectaculaire (par exemple, le blé des pharaons), qui ne résistent pas à des expertises sérieuses.

Supposons maintenant qu'une graine soit décortiquée, que l'embryon soit mis dans des conditions devant normalement favoriser sa croissance et que, cependant, il reste dormant; on a alors affaire à une *dormance réelle*. Pour lever cet état, il existe deux facteurs bien connus : la température et la lumière.

— C'est souvent par une *température froide* appliquée à des semences humides qu'on déclenche ce réveil. C'est ce que l'on pratique par la stratification, c'est-à-dire la conservation de semences (des graines ou des noyaux, noix, cerises, pêches par exemple) dans du sable humide, durant tout un hiver.

— Les *graines photosensibles* ne réagissent qu'à certaines longueurs d'onde. Le rouge clair ($\lambda = 660$ nm environ) provoque la germination de semences de laitue; mais si on les éclaire avec une lumière de longueur d'onde voisine, dans le rouge sombre ($\lambda = 730$ nm), on inhibe leur germination. Ce phénomène est réversible. On a extrait de ces graines photosensibles un pigment, le *phytochrome,* qui se présente sous deux formes, caractérisées par leur spectre d'absorption : un type moléculaire qui absorbe à 660 nm et qui, éclairé à cette longueur d'onde, se transforme de façon rapide en une forme moléculaire instable qui absorbe plus spécifiquement les radiations de $\lambda = 730$ nm. On a de sérieuses raisons de penser que c'est ce pigment photorécepteur qui, sous sa forme P_{730}, déclenche les réactions métaboliques de la croissance et de l'expansion de l'embryon. Cette forme est active mais aussi labile; elle se transforme en P_{660} à la suite d'un éclairement en rouge sombre ou à l'obscurité en présence d'une température douce. La forme P_{660} est inactive et beaucoup plus stable.

Une graine en dormance ou au repos respire très peu. Mais dès qu'apparaissent les premières manifestations germinatives, telles que le pointement de la radicule hors des téguments, l'allongement des axes et la différenciation d'organes, on assiste à une augmentation très rapide de l'intensité respiratoire. Ce métabolisme est préparé bien avant les manifestations extérieures de la germination. Dès que l'eau imbibe les téguments, les traverse et atteint l'embryon, une hormone, la *gibbérelline,* induit la synthèse d'enzymes qui hydrolysent les grosses molécules des tissus de réserve, mettant ainsi à la disposition des tissus actifs de l'axe des substrats respiratoires et les matériaux moléculaires nécessaires aux nouvelles synthèses.

Dormance et levée de dormance des bourgeons

Situés à l'extrémité des tiges ou à l'aisselle des feuilles, les bourgeons sont constitués d'une série d'écailles plus ou moins étroitement imbriquées les unes dans les autres et qui recouvrent et protègent une petite masse méristématique fragile; celle-ci renferme toutes les potentialités d'expression morphogénétique des feuilles et de l'axe. Cette partie profonde du bourgeon s'appelle l'*apex*. Les écailles jouent un rôle comparable aux téguments de la graine. La croissance de la tige ne peut avoir lieu que si les écailles s'écartent et tombent, libérant ainsi l'apex, qui produit, à un rythme qui lui est spécifique, les

▼ *La* levée de dormance *d'un bourgeon peut être* photosensible *mais le facteur le plus déterminant semble être la* température*; ainsi les bourgeons de pommier (à gauche, avant l'épanouissement; à droite, au début de l'épanouissement) doivent être soumis à une température inférieure à 7 °C pendant 1 000 à 2 000 heures.*



H. Veiller - Jacana



H. Veiller - Jacana

feuilles et les tissus de la jeune tige. Après un temps de développement plus ou moins long, si la plante ne meurt pas à la suite de sa première et unique floraison, de nouveaux bourgeons se forment et la croissance cesse : les bourgeons entrent alors en dormance.

Pour les plantes des pays tempérés, l'entrée en dormance ne correspond pas toujours à la chute des feuilles. C'est le plus souvent au cours de l'été que les bourgeons se forment et que débute leur repos. Des conditions internes règlent ce phénomène, mais on pense que la diminution de la longueur du jour et le froid nocturne peuvent être des éléments favorables à cette mise en état de dormance. Il est important de souligner que la vigueur d'un bourgeon foliaire et parfois celle d'un bourgeon à fleur sont, pour partie, tributaires de ce qui a pu se passer au cours de l'année qui précède leur épanouissement. Au cours d'une année, la luminosité du ciel, la température élevée ou basse, la pluviosité abondante ou réduite du printemps ou de l'été préparent la qualité et la vigueur du débourrement de l'année suivante.

Si l'on suit le développement d'un rameau qui porte un bourgeon apical et de nombreux bourgeons axillaires, on constate que la levée de dormance n'affecte pas tous les bourgeons, ou du moins ne les affecte pas tous avec la même intensité. C'est parfois le bourgeon terminal qui s'ouvre, et alors ceux qui se trouvent en dessous restent dormants : dans ce cas, la *dominance* est dite *apicale*. Si l'on coupe la tige sous le bourgeon terminal, un ou plusieurs des bourgeons situés immédiatement en dessous le remplacent. Il existe donc une corrélation entre bourgeons, les uns inhibant le développement des autres. Tous les jardiniers qui taillent connaissent bien ce phénomène qui leur permet de donner forme et vigueur aux arbres fruitiers ou aux arbustes à fleurs. Dans certaines espèces, c'est le bourgeon apical qui reste dormant alors que les bourgeons de la base se développent. On comprend que le type de corrélation, bien particulier et fixe pour chaque espèce, détermine l'aspect de la ramification ainsi que le port général de la plante.

La levée de dormance d'un bourgeon, comme celle d'une graine, peut être photosensible ; le phytochrome joue là également un rôle important. Le facteur le plus déterminant de la levée de dormance semble toutefois être la température. Avant de s'épanouir et de donner une tige robuste, un bourgeon, tout au moins chez la majorité des plantes de nos régions, a besoin d'être soumis à une période de froid. La durée de cette période varie beaucoup selon les espèces et même avec les individus d'une espèce donnée (par exemple, les variétés du pommier). Un bourgeon de pommier doit être soumis à une température inférieure à 7 °C pendant 1 000 à 2 000 heures suivant la variété. Les horticulteurs connaissent avec grande précision les exigences de chacune de leurs productions, et les sélectionneurs entreprennent de créer des variétés répondant le mieux possible au climat local ainsi qu'aux contraintes économiques.

Lorsque l'exigence en froid est remplie, la levée de dormance peut avoir lieu, soit naturellement par l'élévation de la température saisonnière, soit par une élévation de température artificielle ; mais il existe tout un arsenal de produits hormonaux naturels ou de synthèse qui, appliqués sur les bourgeons, accélèrent la levée de dormance.

L'épanouissement d'un bourgeon est préparé, comme la germination, par un métabolisme dont l'essentiel est la destruction ou l'élimination d'un ou de plusieurs *régulateurs hormonaux,* dont un, particulièrement mieux connu, a une formule moléculaire voisine de celle de la vitamine A : c'est l'*acide abscissique*. Ce régulateur puissant provoque non seulement la dormance mais aussi la sénescence et la chute des feuilles.

La croissance et la différenciation

Définition de la croissance et ses différentes phases

De tous les phénomènes physiologiques, la croissance des plantes est bien celui qui est le plus évident. Cette croissance peut être lente et à peine sensible à l'échelle d'une journée, mais des prises de vues cinématographiques espacées puis projetées à vitesse normale reconstituent de façon très spectaculaire les mouvements de la croissance d'une tige, du feuillage ou des pièces florales.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

Croître, grandir, se développer sont des expressions courantes lorsque l'on parle d'un être vivant, qu'il s'agisse d'un enfant, d'un animal ou d'une plante. Il existe un autre terme beaucoup moins employé et qui cependant recouvre un phénomène tout aussi important et général, c'est celui de la différenciation. Tous ces termes recouvrent des phénomènes qui, en toute rigueur, ne sont pas identiques. Il est donc nécessaire de tenter de les cerner par des définitions empiriques. Ils ont tous en commun de se référer au temps et de décrire une variation.

La *croissance* est une variation quantitative d'un caractère ou d'un critère dans le sens d'une augmentation irréversible. Il ne viendrait à l'esprit de personne de parler

▲▼ La croissance d'un végétal (augmentation de la longueur des branches ou de l'épaisseur du tronc — ci-dessous, tronc de mélèze — pour un arbre) est facilement mesurable; c'est un phénomène intimement lié à celui de la différenciation : l'ensemble est désigné par le terme de développement.

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



▶ *La force de* croissance *des* racines *désagrège les roches au sein desquelles elles croissent.*

R. Bourdu



de croissance pour une personne qui prend de l'embonpoint, car on sait que cette augmentation de poids peut être réversible. Une feuille fanée peut augmenter son poids si on la réhydrate, elle ne grandit pas pour autant. Un allongement n'est pas forcément une croissance car il peut être réversible, bien que la croissance d'une plante ne puisse se manifester ou se réaliser que par l'allongement de chacune de ses cellules (la variation de longueur est, dans ce dernier cas, irréversible).

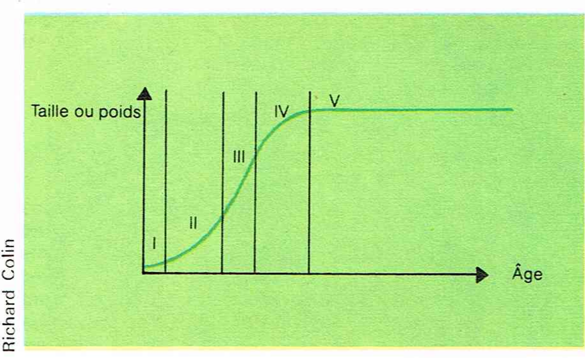
La *différenciation,* qui est aussi évidente que la croissance, est un tout autre phénomène. L'apparition de nouvelles ramifications, de nouvelles feuilles ou de fleurs manifeste la propriété de la plante de créer des organes et des tissus nouveaux à spécialisation bien précise. Ce phénomène se réalise à tous les niveaux de structure : les cellules se différencient, comme à l'intérieur des cellules les organites qui les remplissent; à l'échelle moléculaire, la différenciation se manifeste par l'apparition de substances nouvelles, jouant un rôle très spécifique (les enzymes par exemple). La différenciation est donc bien une augmentation dans le temps de critères qui sont maintenant qualitatifs. La différenciation apporte plus de qualités nouvelles (fonctions nouvelles) que de quantités mesurables avec un mètre ou une balance.

Contrairement à la croissance, la différenciation peut être réversible. Les phénomènes de dédifférenciation ne sont pas rares. Pour nous limiter à un exemple, considérons ce qui se passe lorsque l'on réalise une bouture de tige. Ce morceau d'organe est parfaitement différencié et, au niveau de la coupure, on peut observer des tissus formés de cellules à caractères bien spécifiques. Au bout d'un certain temps, ces cellules ou tout au moins certaines d'entre elles régressent dans leur spécialisation et retrouvent leur jeunesse; elles ont alors la puissance de se multiplier et de former un *cal de cicatrisation* d'où naîtront de nouveaux organes : les racines, qui ne ressemblent en rien au morceau de tige dont elles proviennent. Cela signifie que chaque cellule possède l'information nécessaire à toutes les différenciations possibles mais qu'en état de fonctionnement normal une régulation répressive s'exerce sur une partie de ses potentialités.

La différenciation ne peut avoir lieu sans croissance. L'apparition d'une feuille est un phénomène de différenciation, qui ne peut se réaliser sans la croissance d'un massif cellulaire. Les deux phénomènes sont si intimement liés que leur ensemble est désigné par un terme particulier : le *développement.*

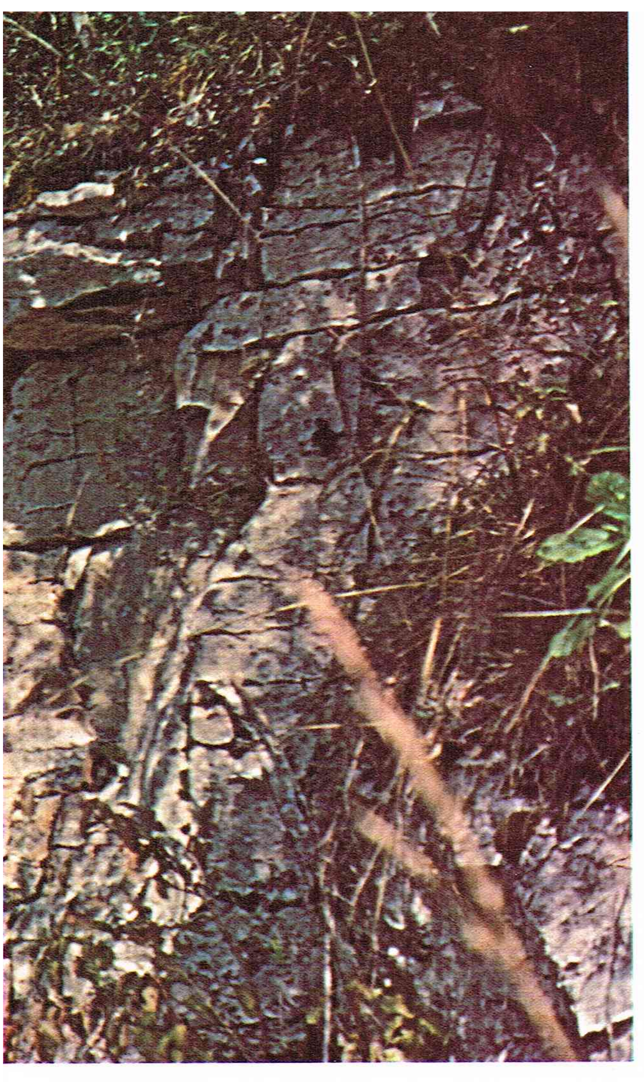
La croissance d'un organe végétal, d'une plante ou d'une population doit se référer à un critère dont l'augmentation au cours du temps est facilement mesurable. Ce peut être la taille (longueur, surface ou volume), le poids (de matière hydratée, c'est-à-dire fraîche, ou de matière organique et minérale, eau non comprise, ou enfin seulement de protéines) ou un nombre (d'individus dans une population ou de cellules dans un tissu). Chacun de ces critères présente des avantages et des inconvénients pour exprimer la croissance, et c'est à l'observateur de choisir le mieux adapté au type d'information qu'il souhaite obtenir.

Le critère de croissance étant choisi, il est possible de reporter sur un graphique les mesures prises au cours du temps, celui-ci étant porté en abscisse. Dans tous les cas, la courbe reliant les points est voisine d'une courbe du type sigmoïde. En d'autres termes, on peut distinguer quatre phases : une phase qui prolonge la dormance et qui peut être appelée *phase de latence;* une *phase de démarrage et d'accélération* de la croissance; une *phase où cette accélération cesse* et où la croissance se poursuit à vitesse régulière (phase qui peut être linéaire, ou se réduire à un point d'inflexion); enfin, une dernière *phase de ralentissement* et d'arrêt de la croissance.



Richard Colin

▶ *Représentation graphique des phases d'une* courbe de croissance.



Quatre paramètres principaux sont à considérer : la *croissance absolue,* qui est simplement la différence entre deux mesures du critère retenu à deux moments différents ; la *vitesse de croissance,* qui est cette différence rapportée à l'unité de temps ; le *taux de croissance absolue,* qui est la dérivée de la fonction à un moment donné ; enfin, le *taux de croissance relative,* qui rapporte le taux de croissance à la valeur du critère au temps initial (cette mesure pouvant être prise à tout moment de la courbe de croissance). Le taux de croissance relative est constant dans la phase d'accélération, qui, pour cette raison mathématique, prend souvent le nom de *phase exponentielle.* Il diminue ensuite et, bien entendu, garde une valeur nulle lorsque la croissance est finie.

Les zones de croissance et les zones de différenciation

Une plante entière croît et se différencie, mais ces fonctions sont assurées par des régions très limitées : la pointe de la racine et les parties subapicales de la tige assurent la croissance en longueur. C'est par leur pointe, leur base ou leurs marges que les feuilles croissent : cela dépend des espèces et détermine la forme finale. Ainsi, une feuille allongée d'herbe (Graminée) croît par sa base et sa pointe se nécrose rapidement, tandis qu'une feuille large d'un autre type de plante croît par ses marges latérales ou apicales. La croissance en épaisseur des tiges et des racines est assurée par l'activité de multiplication centripète et centrifuge d'un ou deux manchons de cellules situés l'un dans l'écorce et l'autre plus en profondeur.

La *différenciation des cellules,* qui est à l'origine de l'édification des tissus, suit immédiatement leur multiplication ou leur allongement. Elle se manifeste par la spécialisation de l'équipement enzymatique et infrastructural du contenu ainsi que par l'épaississement des parois et leur incrustation par des substances nouvelles (la *subérine* pour le liège, la *lignine* pour le bois, etc.).

La *différenciation des organes* est beaucoup plus localisée. Ainsi, les feuilles se forment à partir de petites masses *méristématiques* (ensemble de cellules non différenciées) situées dans un anneau qui entoure l'extrême pointe de la tige. Les radicelles ou racines secondaires prennent naissance dans un manchon cellulaire se trouvant à la frontière entre l'écorce et la partie centrale (cylindre central) des racines.

Cette rapide évocation des zones fonctionnelles montre que le développement d'une plante (croissance + différenciation), qui se manifeste par sa morphogenèse et aboutit à la création de sa forme spécifique, ne se fait pas au hasard et n'affecte pas toutes ses parties indifféremment. Il existe donc nécessairement une relation de corrélation entre les zones actives. Cette fonction de régulation est assurée par la circulation et la distribution de toute une famille de corps qui sera évoquée plus loin, sous la dénomination de *régulateurs de croissance.*

Croissance par allongement ou par multiplication des cellules

Une cellule méristématique, donc indifférenciée, est grossièrement isodiamétrique. Elle peut soit se multiplier en donnant deux cellules filles atteignant rapidement la taille de la cellule mère, soit s'allonger suivant une direction préférentielle. Dans ce dernier cas, c'est son contenu en eau qui augmente et par voie de conséquence ses infrastructures spécifiquement riches en eau, c'est-à-dire ses vacuoles. Très rapidement, celles-ci confluent en une seule et même grande vacuole qui occupe pratiquement les 9/10 du volume cellulaire total.

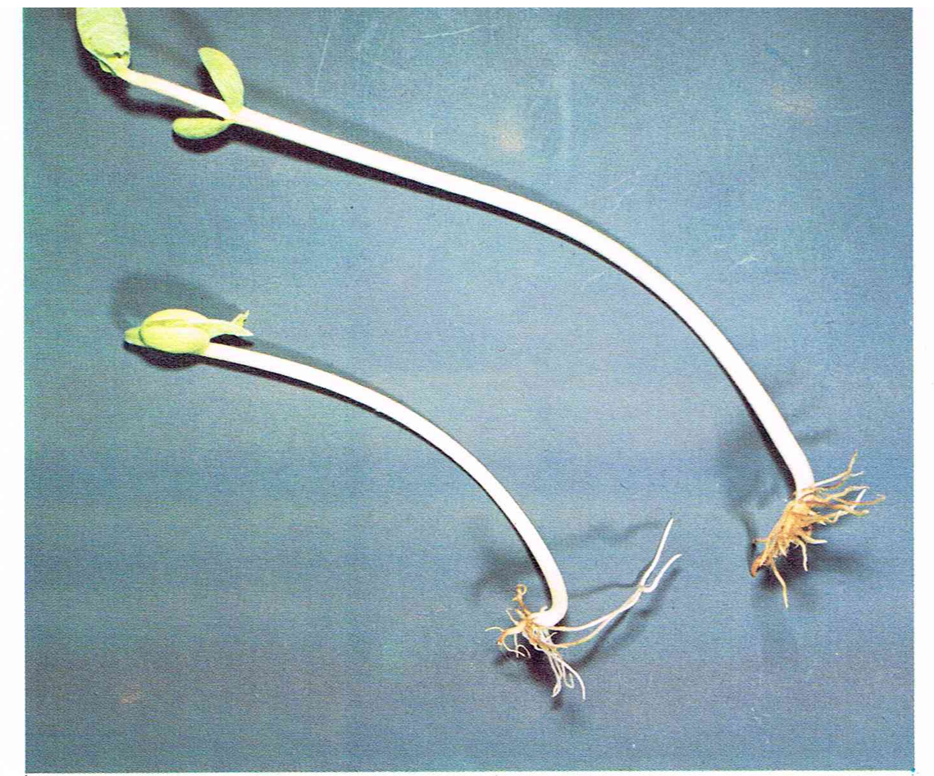
La multiplication ou l'allongement individuel des cellules d'un tissu provoquent la croissance en taille de l'organe, et, si des synthèses accompagnent ces phénomènes, on observe une croissance en poids. Le mode de croissance par multiplication des cellules *(mérésis)* est très limité et ne provoque chez les plantes supérieures qu'un faible grandissement. C'est l'allongement des cellules *(auxésis)* qui est la cause majeure de la croissance de l'organe et de la plante entière.

Les régulateurs de croissance

Le contrôle du développement d'une plante prend naissance aux sites d'expression de son patrimoine génétique, c'est-à-dire au niveau de ses gènes qui, pour la plupart, sont nucléaires. Par un jeu complexe d'activations et d'inhibitions, par des mécanismes de stimulations d'enzymes ou de rétroactions *(feed-back),* des groupes d'acides nucléiques conditionnent l'expression morphogénétique. Cet ensemble de réactions a fait l'objet depuis quelques décennies de très nombreuses et importantes découvertes qui constituent les plus riches acquisitions de la biologie dans le domaine moléculaire. L'essentiel des résultats a été obtenu grâce à l'étude des Bactéries ou des virus. On a tout lieu de penser que les principales conclusions et les grands schémas qui ont été proposés à l'échelle cellulaire peuvent être généralisés aux grands ensembles de cellules que sont les plantes supérieures. Cependant la biologie moléculaire constitue actuellement un domaine si complet que la description sommaire de ses différents aspects justifierait un développement comparable à celui que nous consacrons ici à l'ensemble de la physiologie végétale. Nous ne retiendrons donc que l'étape finale du processus et, plus particulièrement, celui qui concerne la régulation de croissance des plantes.

Un point important de l'activité d'expression génique est la possibilité ou l'incapacité pour un groupe de cellules de réaliser la synthèse d'un nombre limité de types moléculaires, qui sont les régulateurs de croissance, ou hormones de croissance. Ces corps ont la double propriété de déclencher les processus de multiplication ou d'allongement cellulaires et de se déplacer d'un organe vers un autre. Il en existe toute une série, qu'on peut regrouper autour des *auxines,* des *gibbérellines* et des *cytokinines.*

C'est en analysant le processus de courbure d'une jeune tige vers la lumière que l'on a découvert l'existence d'une substance diffusible, capable d'induire l'allongement des cellules. On l'a nommée **auxine,** mais on s'est rapidement rendu compte que ce terme recouvrait plusieurs corps, de composition moléculaire sensiblement différente. Parmi eux, le plus important est l'*acide indole acétique (AIA),* dont la structure est voisine de celle d'un acide aminé, le tryptophane, lequel semble bien en être le précurseur. La synthèse de l'AIA par décarboxylation et désamination du tryptophane s'opère dans les très jeunes tissus et nécessite la présence de zinc. Une carence en zinc provoque un nanisme par absence de l'auxine. Une enzyme, l'*acide indole acétique oxydase,*



P. Castano

▲ *L'action des* **gibbérellines** *induit le grandissement des cellules et des organes végétaux. Sur cette illustration, deux plantules de haricot montrant, pour une même période, les résultats obtenus, sur la plus grande, après traitement à la gibbérelline.*

▼ *L'apparition des toutes premières ébauches de* **pièces florales** *est un phénomène à la fois de* **différenciation** *et de* **levée de dormance** *; on sait également que toutes les espèces ne fleurissent pas aux mêmes périodes. A gauche, fleurs de pêcher* (**Prunus persica**) *; à droite, fleurs de griottier* (**Prunus cerasus**).

C. Bevilacqua

régularise la teneur en auxine dans les tissus. De la même famille de corps et ayant une action similaire, on peut citer l'*aldéhyde indole acétique* et l'*indole acétonitrile*. L'*acide naphtalène acétique (NAA)* et l'*acide dichloro-phénoxyacétique*, plus connu sous le nom de *2,4-D*, sont des substances de synthèse dont l'action est comparable à celle des auxines. Cette action va plus loin puisqu'elles sont employées comme herbicides sélectifs.

Les **gibbérellines** forment un autre groupe d'hormones induisant le grandissement des cellules et des organes végétaux. Leur découverte et leur nom proviennent d'observations relatives à la croissance anormale de plants de riz parasités par un Champignon, *Gibberella fujikuroi*. On sait maintenant que les gibbérellines existent normalement dans toutes les plantes. Ce sont toutes des acides organiques possédant trois hétérocycles avec des substitutions nombreuses; on en connaît plus de dix formes différentes. L'action de ces substances ne se limite pas à la croissance; elles sont à l'origine des levées de dormance et peuvent remplacer divers facteurs thermiques ou lumineux favorables à la floraison.

Les **kinétines, phytokinines** ou **cytokinines** sont des régulateurs de la division cellulaire. Ces substances sont fréquentes dans les tissus de réserve qui entourent l'embryon des graines. Leur structure est celle d'une purine. Nombre d'entre elles sont actuellement synthétisées en laboratoire.

A la liste des hormones végétales qui contrôlent le développement, il faut ajouter l'**acide abscissique** dont il a déjà été fait état. Plusieurs autres régulateurs pourraient être cités, car la multiplicité des réactions de type hormonal ou la possibilité de provoquer telle ou telle morphogenèse (racines, fleurs) par l'application d'un corps exogène ont poussé certains chercheurs à postuler l'existence de nombreuses autres hormones. Mais il n'a pas été possible dans tous les cas d'isoler et de caractériser avec certitude des corps chimiques précis.

La mise à fleur et la floraison

La naissance d'une fleur

L'apparition des toutes premières ébauches de pièces florales est un phénomène à la fois de différenciation et de levée de dormance, le tout se réalisant à l'extrême pointe de la tige ou de ses ramifications, dans un massif cellulaire très petit, l'*apex*, situé au cœur du bourgeon.

— *Phénomène de différenciation* car, tout au long du développement végétatif, l'apex forme régulièrement et à un rythme bien constant des feuilles à structure et à propriétés caractéristiques. Puis cette morphogenèse cesse brusquement, laissant la place à l'édification, à un rythme nouveau, d'une autre série d'organes : les sépales, les pétales, les étamines et les carpelles, qui ne ressemblent pas à première vue aux feuilles, même si une observation plus poussée nous démontre que ces pièces florales sont construites sur un plan anatomique peu différent des pièces foliaires.

— *Phénomène de levée de dormance,* car la naissance de la fleur a lieu en un site de l'apex qui, jusque-là, restait improductif. Les ébauches foliaires sont formées non à l'extrême pointe de l'apex, mais un peu en dessous de la calotte ou du plateau apical. Quand cet anneau subterminal cesse de fonctionner, c'est l'extrémité de l'apex qui se transforme et donne les ébauches florales. On peut remarquer que cette levée de dormance d'un territoire apical inhibe le fonctionnement du territoire immédiatement voisin et qu'il ne se forme plus de feuilles.

L'apex ainsi transformé en bouton floral ne va pas immédiatement s'épanouir en fleur. Comme le bourgeon végétatif, il peut entrer en dormance secondaire. Dans un arbre fruitier, on reconnaît fort bien les bourgeons à fleur des bourgeons à bois.

L'aptitude à fleurir

L'expérience courante nous montre que, dans le cas très général, la floraison d'une plante n'intervient pas dès les premiers temps de sa vie. Une plante ne devient apte à fleurir qu'après une durée de vie végétative, plus ou moins longue suivant les espèces. On sait également que toutes les espèces ne fleurissent pas aux mêmes périodes de l'année. Il y a dans la nature un étalement de la floraison, et, à moins d'utiliser des moyens puissants de climatisation, on n'arrivera pas à faire fleurir une plante hors de sa saison caractéristique. Tout cela montre que la transformation de l'apex est sous la dépendance de facteurs internes, liés à l'âge, et de facteurs externes, qui sont des paramètres du climat (température et lumière).

Le froid hivernal joue un rôle dans l'acquisition par certaines plantes de l'aptitude à fleurir. Ainsi, les céréales de printemps, semées au début de la belle saison, donneront une floraison normale et donc une fructification satisfaisante, alors que les céréales d'hiver, semées à la même époque, fleuriront beaucoup plus tardivement et plus mal; ces dernières se comporteront de façon tout autre si elles sont semées avant les premiers grands froids, dès l'automne. Elles présenteront alors un début de germination avant que le froid hivernal s'installe, puis entreront en dormance; dès les premiers beaux jours, elles reprendront leur croissance et fleuriront en abondance à une époque normale. Dans le premier cas, l'exigence du froid pour fleurir est nulle; dans le second cas, elle est relative, puisque le froid ne fait qu'améliorer l'aptitude à la floraison.

Certaines plantes ont un besoin absolu du froid pour fleurir. C'est le cas de beaucoup de plantes bisannuelles qui, semées au printemps, forment des feuilles en quantité, les perdent ou les conservent à l'automne sans jamais avoir fleuri. Elles ne meurent pas, leurs racines pérennantes étant alors gorgées de réserves (tel est le cas de la



C. Bevilacqua

betterave à sucre, de la carotte...). Elles passent ainsi l'hiver et ce n'est qu'après la période froide qu'elles peuvent fleurir.

Ce traitement par le froid, qui est soit naturel, soit produit par une conservation en salle froide, est appelé *vernalisation*. Entre les plantes à vernalisation obligatoire, à vernalisation facultative ou à vernalisation inutile il n'existe aucun lien systématique évident. Dans une même espèce, des variétés voisines peuvent se trouver dans l'une ou l'autre de ces catégories. De plus, toutes les plantes exigeantes n'ont pas les mêmes besoins en ce qui concerne le niveau de la température ou sa durée d'application. Certaines sont plus sensibles que d'autres au rythme thermique journalier.

On constate donc tout un éventail de possibilités, que le sélectionneur comme le producteur doivent connaître. Ainsi, il existe pour certaines plantes à bulbe un calendrier très précis des températures exigées pendant la période froide. Cela montre qu'on peut accélérer ou contrôler le processus de mise à fleur, lorsque telle plante est exigeante vis-à-vis du froid. On peut parfois remplacer la température basse par des traitements hormonaux, mais cela ne modifie pas le caractère exigeant de certaines plantes quant à leur aptitude à fleurir.

L'aptitude à fleurir est sous la dépendance d'un autre facteur saisonnier du climat : la *longueur du jour (héméropériode)* ou, ce qui n'est pas tout à fait la même chose, la *longueur de la nuit (nyctipériode)*. Comme pour le froid, on distingue les plantes exigeantes, préférentes et indifférentes. L'exigence ou la préférence permettent de déterminer une longueur du jour ou de la nuit en deçà ou au-delà de laquelle la plante ne fleurit pas. Cette durée minimale ou maximale pour réaliser un processus, ici la floraison, est appelée *période critique*. Les plantes de jours longs ne fleurissent que si l'héméropériode est supérieure à une durée de jour critique (12 h). Les plantes de jours courts au contraire ne fleurissent que si elles se trouvent dans des conditions de rythme journalier inférieur à l'héméropériode critique. Enfin, les plantes *amphipériodiques* ne fleurissent que si l'héméropériode est comprise entre deux limites critiques.

Les régulateurs de floraison

Les sites préférentiels de perception des stimuli, qu'ils soient thermiques ou photopériodiques, sont les feuilles. Cela laisse à penser que l'induction apicale peut être sous le contrôle d'un facteur hormonal provenant des feuilles. Cette hypothèse se trouve renforcée par les *expériences de greffe*. Un porte-greffe ayant subi l'influence inductrice de floraison provoquera la floraison du greffon, même si celui-ci ne l'a pas subie. Cependant, les tentatives d'isolement et de purification d'une substance spécifiquement florigène n'ont pas été convaincantes. On peut penser que le stimulus perçu par les feuilles provoque de profondes modifications du métabolisme foliaire. Le flux nutritif qui alimente l'apex est alors transformé qualitativement et quantitativement. Il ne s'agit pas seulement des aliments énergétiques ; le flux nourricier qui part des feuilles peut se charger d'éléments catalytiques produits sous le contrôle de photorécepteurs. Le phytochrome dont on a parlé au sujet de la levée de dormance des graines et des bourgeons joue également un rôle régulateur sur la floraison.

Toutes les substances de croissance déjà citées jouent un rôle tantôt de simple activateur, tantôt de remplacement d'une induction thermique ou photopériodique, parfois enfin comme inhibiteur de floraison. On peut donc penser que la régulation de la floraison, qui prend sa source essentiellement au niveau du métabolisme foliaire pour s'exprimer dans l'apex des tiges, peut être la conjugaison d'effets trophiques et catalytiques d'une sève profondément modifiée par les paramètres thermiques et lumineux du milieu de croissance. Que certaines plantes soient insensibles à ces modifications signifie seulement que les variations moléculaires observées ne sont pas pour elles un facteur limitant pour la réalisation de la fonction florale.

L'initiation florale est un moment important dans l'histoire métabolique d'une plante. Non seulement le contenu moléculaire de l'apex se transforme, mais toute la plante est concernée : les réserves s'épuisent, la respiration cellulaire s'intensifie, la transpiration augmente, la photosynthèse faiblit. Cette secousse générale coïncide avec



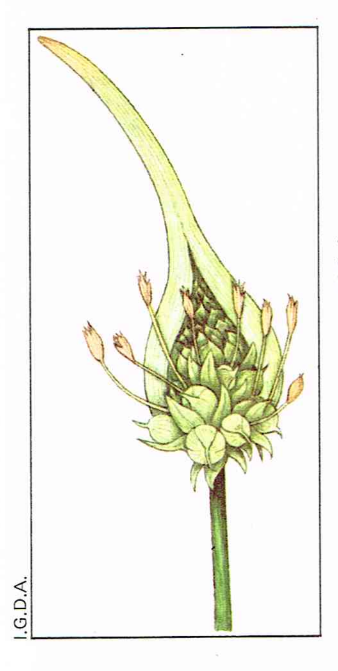
E.P.S.

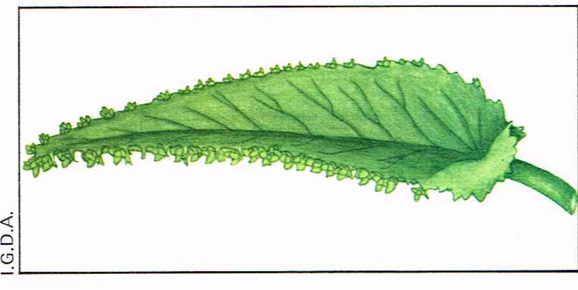
▲ ***L'aptitude à fleurir** est également sous la dépendance de la **longueur du jour et de la nuit**; ainsi les chrysanthèmes (ici des chrysanthèmes de Corée et du Japon) sont des plantes à jours courts et fleurissent de préférence en automne et au début de l'hiver.*

▼ ***Exemple de greffes en fente sur un arbre étêté; un porte-greffe ayant subi l'influence inductrice de floraison provoquera la floraison du greffon, même si celui-ci ne l'a pas subie.***



Archives Longo





▲ *Deux types* **de reproduction végétative;** *ci-dessus, production, chez l'ail,* **de bulbilles** *aptes à produire une nouvelle plante; à droite, feuille* **de Bryophyllum sp.** *portant des* **bourgeons adventifs** *sur son bord.*

la mort de la plante lorsqu'elle est annuelle ou bisannuelle : elle ne fleurit qu'une fois. Seules les plantes vivaces résistent à cette crise : elles reconstituent leurs réserves après la maturation et la chute des graines et des fruits. Mais chacun sait qu'il n'est pas bon de tailler ou de transplanter des plantes quand elles fleurissent, car elles sont alors particulièrement fragiles.

Reproductions sexuées et végétatives

Une étape importante de la morphogenèse florale se réalise lorsque, dans les anthères ou dans le sac embryonnaire des ovules, certaines cellules particulières se divisent avec réduction par moitié de leur stock chromosomique. Les cellules filles qui proviennent de cette sorte de division vont ensuite se multiplier pour donner des ensembles limités de cellules contenant ou portant celles qui ont un rôle spécifiquement reproducteur. Ces dernières, par fusion croisée, reconstitueront le stock chromosomique, toujours pair, des cellules d'une nouvelle plante. Ce processus connaît des modalités sensiblement différentes dans les végétaux qui ne possèdent pas de fleurs (Algues, Mousses, Champignons...), mais le principe reste le même : en un site donné et à un moment donné, il y a division par deux du nombre chromosomique et ensuite, parfois immédiatement après, parfois après une longue période, se produit la fusion des deux demi-stocks. Dans tous les cas, il est possible de définir une dualité ou une différence entre les lignées cellulaires porteuses des demi-stocks chromosomiques. C'est cette dualité qui constitue la sexualisation.

Les plantes qui proviennent de telles fusions, par l'intermédiaire des graines et de leur germination, constituent des individus originaux dont les caractères sont le résultat des recombinaisons chromosomiques, dont la génétique nous enseigne les lois.

Il n'en est pas de même lorsqu'un individu provient du développement d'une partie non sexuée, dite végétative, d'une plante mère. Un filament d'Algue qui se fragmente redonnera des individus identiques au filament initial. Un rameau, une racine ou une feuille peuvent être fragmentés en un grand nombre de boutures qui, si elles possèdent la possibilité de reformer les organes manquants, redonneront autant d'individus parfaitement identiques à la plante mère, la variété étant alors conservée. Si des différences apparaissent dans cette sorte de descendance, elles sont dues à des variations de l'environnement qui peut modifier l'aspect *(phénotype)* mais ne touche pas au patrimoine héréditaire *(génotype)*. Ces modes de reproduction végétative, qui sont extrêmement fréquents dans la nature et faciles à réaliser, sont commodes pour la conservation des *clones*. On les réalise dans la pratique courante par toutes les sortes de bouturages, de marcottages ou de greffes.

Les mouvements des végétaux

Mouvements et déplacements chez les végétaux

Chez les végétaux comme chez tous les êtres vivants, il est possible de décrire des mouvements, voire des déplacements, de l'individu complet. A l'intérieur d'une cellule végétale, le cytoplasme est en perpétuel mouvement, les membranes qui le sillonnent se déforment, les organites s'éloignent et se rapprochent les uns des autres, la masse protoplasmique s'écoule tout autour de la cellule en un courant régulier, et cette circulation entraîne tous les organites en un mouvement de *cyclose*. L'image que l'on se fait des structures intracellulaires est le résultat d'une fixation; c'est un instantané figé, qui ne doit pas faire oublier le continuel remaniement des formes.

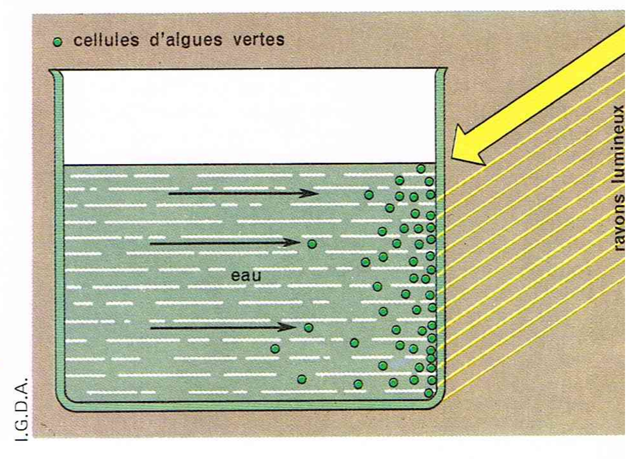
A l'échelle des organismes entiers, on doit distinguer les *mouvements* des *déplacements*. Dans les deux cas, la position par rapport à un point fixe change continuellement; mais dans le premier cas le point fixe est situé dans l'organisme, alors que dans le deuxième cas le point fixe est hors de l'organisme. Ainsi, le sommet d'une tige peut être en mouvement par modification de sa position par rapport à un point fixe situé sur son axe; une Algue unicellulaire se déplacera dans l'eau en s'éloignant ou en se rapprochant d'un point fixe arbitrairement choisi mais toujours hors de cet organisme. Dans ce dernier cas, il s'agit d'un comportement parfaitement comparable à celui d'un petit animal cilié unicellulaire.

Si l'on observe une goutte d'eau puisée dans une mare renfermant des Protozoaires et des Algues unicellulaires, on constate que tous ces organismes se déplacent, et cela avec des vitesses très variables. Le déplacement des Algues serait plutôt lent en comparaison du déplacement « nerveux » des Protozoaires Ciliés; mais les premières possèdent, comme les seconds, des flagelles ou des cils qui, par un mouvement ondulant ou vibratoire, assurent le déplacement. La forme des cils ou des flagelles ainsi que leur longueur et leur nombre sont différents suivant les espèces. Certaines Algues, comme les Diatomées, se déplacent sans l'aide de ces organes moteurs; leur lent déplacement est dû simplement au mouvement interne du cytoplasme qui crée en certains points de leur surface des frottements avec l'eau externe. Les masses plurinucléées des Champignons inférieurs se déplacent grâce à l'émission fugace de prolongements cytoplasmiques, ou *pseudopodes*, lesquels adhèrent au substrat et entraînent le reste de la masse.

Tous ces déplacements s'effectuent de façon apparemment désordonnée dans un milieu isotrope. Mais si, naturellement ou expérimentalement, il se crée dans le milieu une dissymétrie d'un paramètre physique ou chimique, on constate que les micro-organismes végétaux doués de mouvements se déplacent en suivant une direction déterminée par la source de dissymétrie. Ce phénomène de déplacement orienté est appelé *tactisme*. Les divers tactismes correspondent à la nature de la source inductrice : le *phototactisme* pour les Algues pourvues d'un pigment photorécepteur (caroténoïde localisé dans une inclusion, le *stigma*), le *thermotactisme* ou le *chimiotactisme* si important dans les phénomènes de fécondation. L'existence d'un tactisme implique qu'il y a une orientation du déplacement mais ne dit rien sur son sens. Si le déplacement se fait vers la source lumineuse, thermique ou chimique, le tactisme est dit positif; dans le cas contraire, il est négatif.

Mouvements liés à la croissance

La simple croissance d'un organe est un mouvement; tout point de l'organe change de position en référence à la base. Mais chez les plantes, en aucun cas, ce changement de position n'est rectiligne. Il suffit d'observer la croissance de l'extrémité de la tige, qui semble monter bien droit au-dessus du sol. Si l'on réalise des photographies successives ou une projection accélérée de prises de vues ralenties, on constate que la pointe de la tige s'élève en décrivant un mouvement de spirale autour d'un axe imaginaire qui prolonge l'orientation verticale de la base. Le sens et le pas de cette spirale ainsi que sa



▶ *Représentation schématique* **du phototactisme positif** *des Algues vertes unicellulaires libres; elles migrent vers la zone la plus illuminée du milieu dans lequel elles vivent.*



R. Bourdu

distance à l'axe sont des caractères spécifiques mais pouvant varier, soit en fonction de l'âge, soit en fonction de facteurs externes (la température par exemple). Ce mouvement de l'extrémité des tiges en croissance est le phénomène de *nutation*. Quand la distance à l'axe est très grande et que la croissance est rapide, l'extrémité de la tige peut atteindre un obstacle et s'y enrouler; c'est le cas des plantes volubiles.

La nutation se produit en milieu isotrope. Mais il faut beaucoup de précautions pour réaliser un tel milieu; dans la nature, dans une pièce ou dans une serre, les conditions ne sont jamais isotropes, ne serait-ce que par l'effet de la pesanteur qu'on ne peut éliminer facilement. L'orientation variable de la lumière, le contact avec des obstacles, un gradient thermique ou d'humidité sont les conditions normales dans lesquelles les plantes poussent. Ce sont toutes des causes de mouvements particuliers des organes en croissance; elles déterminent des *tropismes*.

Le *géotropisme* est très général, étant donné les difficultés rencontrées pour réaliser l'apesanteur. Lors de la germination d'une graine, quelle que soit la position de celle-ci, la tigelle s'élèvera au-dessus du substrat, alors que la radicule s'y enfoncera, verticalement si elle le peut. La tige présente donc un *géotropisme négatif*, la racine un *géotropisme positif*. On peut démontrer que c'est bien la pesanteur qui provoque ces orientations de croissance, en plaçant les organes sur une roue horizontale qui tourne à une vitesse telle que la force centrifuge vient en composante des forces appliquées à l'organe. La croissance se fera alors suivant la direction de la résultante entre la force centrifuge et la pesanteur. Une autre expérience, qui consiste à placer une tige ou une racine ou une plante entière horizontalement et à lui imposer une rotation lente et régulière autour de son axe, permet d'obtenir une croissance prolongée à l'horizontale. Cela s'explique parce que, bien que l'organe tende à s'orienter en fonction de la pesanteur, son temps de réponse est tel que le géotropisme ne peut se manifester avant que cette même force s'applique suivant une autre direction : chaque portion de l'organe, par suite de la rotation, présente à tout moment une position différente en regard de l'orientation de la force de pesanteur. Un organe peut ne pas manifester de géotropisme (c'est le cas des arbres pleureurs) ou s'orienter de façon oblique par rapport à la verticale *(diagéotropisme)* ou, encore, inverser son sens de croissance au cours de sa vie (géotropisme négatif puis positif de nombreux pédoncules floraux). Les réponses géotropiques liées aux corrélations entre organes sont des éléments importants qui déterminent le port d'une plante.

Le *phototropisme* est un phénomène également très répandu. Dans une pièce éclairée d'un seul côté par une fenêtre, les plantes auront tendance à se courber en direction de la lumière. Pour éviter cette croissance inesthétique, on conseille de tourner fréquemment le pot qui contient la plante. On réalise alors très exactement l'expérience décrite pour le géotropisme, où on annulait l'effet de la pesanteur en faisant tourner, à l'horizontale, une plante autour de son axe. La plupart des organes aériens ont un phototropisme positif, mais il arrive qu'on observe des inversions; c'est le cas de ces petites scrofulaires qui vivent enracinées dans les interstices des vieux murs. Leurs fleurs, qui ont la forme de « gueules de loup », s'orientent vers la lumière, mais le pédoncule présente dès la fécondation un phototropisme négatif qui a pour effet de le faire croître vers les fentes du mur, à l'obscurité, et ainsi d'y déposer les graines.

De nombreuses plantes s'orientent ou orientent certains de leurs organes (inflorescences) vers la source lumineuse la plus évidente, le soleil. C'est de l'*héliotropisme* (cas des tournesols, héliotropes, etc.).

◀▼ Les aiguilles de pin, ci-contre, et les rameaux, ci-dessous, présentent le phénomène de géotropisme négatif, alors que la racine de l'arbre présente un géotropisme positif; ces deux réponses liées aux corrélations entre organes sont des éléments importants qui déterminent le port de la plante.

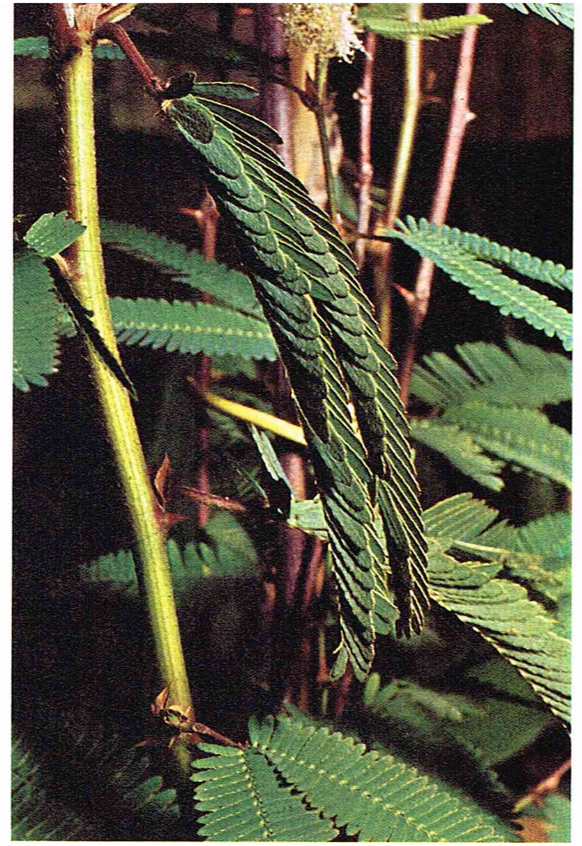


R. Bourdu

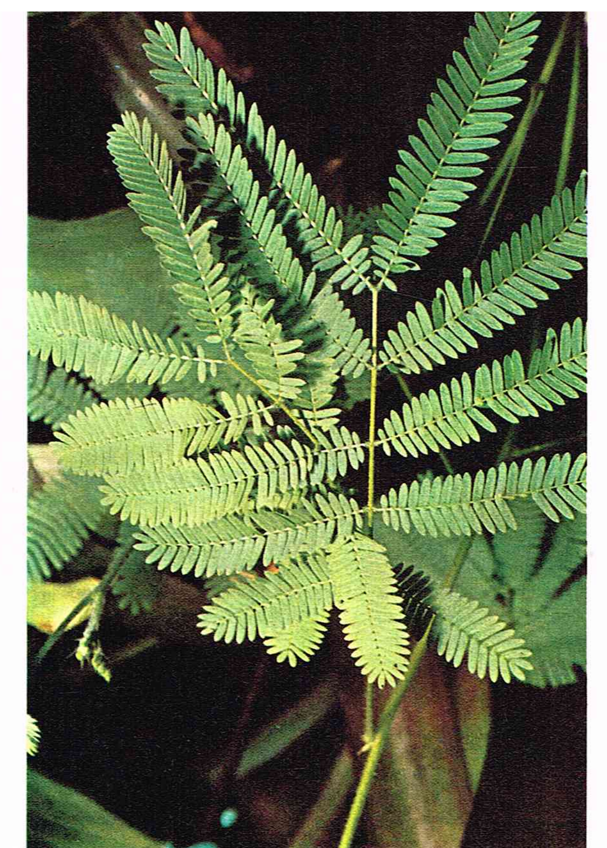
C'est par l'étude du phototropisme que l'on a mis en évidence et analysé le rôle des auxines. La courbure vers la lumière est due à un allongement préférentiel des cellules qui sont dans l'ombre. Sur des extrémités de coléoptiles d'avoine, on a montré que la teneur en auxine était différente entre les deux moitiés séparées par un plan vertical perpendiculaire à la direction des rayons lumineux. Les auxines sont photosensibles, et la partie protégée de la lumière conserve un taux auxinique tel qu'il assure l'allongement cellulaire dans cette moitié, d'où la courbure. Toutes les courbures dues à des tropismes s'expliquent de la même façon, ce qui conduit à se demander pourquoi il existe des tropismes positifs et des tropismes négatifs. La raison en est que l'effet auxinique sur l'allongement n'a lieu que dans des limites étroites de concentration; au-delà de ces limites, l'auxine inhibe l'allongement. Or la dose critique est variable suivant les tissus et les organes.

Les autres tropismes, dus au contact *(haptotropisme)* ou au gradient hydrique *(hydrotropisme)*, affectent

Le moindre frôlement de ce petit mimosa appelé « sensitive » (Mimosa pudica) provoque l'abaissement de toutes ses folioles (à gauche) qui se redressent ensuite lentement (à droite); ces mouvements sont appelés des nasties.



Archives Longo



Archives Longo

surtout les racines. C'est aussi par haptotropisme que les tiges volubiles entourent le tuteur naturel ou artificiel placé à leur portée.

Les mouvements indépendants de la croissance

Un champ de trèfle semble fané le soir, mais les feuilles se redressent le lendemain. Les fleurs d'un bouquet se ferment aussi le soir pour s'épanouir le matin suivant. Le moindre frôlement de ce petit mimosa appelé « sensitive » *(Mimosa pudica)* provoque l'abaissement pudique de toutes ses folioles, qui se redresseront lentement. Tous ces mouvements affectent des organes adultes et sont parfaitement réversibles : ainsi la feuille de sensitive reprend lentement son port érigé. Ces mouvements sont appelés des *nasties*.

On est parfois frappé par la finalité apparente de certaines nasties. C'est le cas du mouvement très spectaculaire des filets des étamines. Si on touche la base des étamines de l'épine-vinette avec une aiguille très fine, celles-ci se courbent et l'ouverture de leurs anthères vient s'appliquer sur le stigmate du pistil en y déposant, sans erreur ni perte, une grande quantité de grains de pollen. Une pollinisation efficace est également obtenue par la nastie des étamines du bleuet. Dans ce cas, ces étamines forment un véritable manchon autour du style et du stigmate. Lorsqu'on touche la base des filets, ceux-ci se courbent, provoquant le déplacement des anthères contre le stigmate, qui joue le rôle de goupillon se chargeant de pollen au passage. Un autre cas de nastie est le mouvement des feuilles carnivores qui se referment sur leurs proies ; une fois celles-ci digérées, la feuille s'ouvre à nouveau.

On pourrait multiplier les exemples. Dans tous les cas, le moteur de ces mouvements est un changement de teneur en eau de tissus spécialisés et très localisés, lesquels, entrant en plasmolyse, entraînent l'affaissement de l'organe ; son redressement est assuré par un retour à la turgescence des mêmes tissus. Les causes profondes de ces variations de teneur en eau sont, dans bien des cas, mal connues.

De nombreuses plantes s'orientent ou orientent leurs inflorescences vers le soleil; c'est l'héliotropisme, qui caractérise notamment les fleurs de tournesol.

P. Poggio



Conclusion

Comprendre la vie des plantes est le plus sûr moyen de les soigner, de les améliorer et de les conserver par respect de la nature mais aussi pour le profit des hommes. L'écologie, l'agriculture, la phytopathologie sont des sciences qui ne peuvent se développer sans faire appel aux connaissances fondamentales de la physiologie végétale. Pourtant, au-delà de ce rôle utilitaire indispensable, il est important de souligner que la connaissance de la vie végétale, comme toute connaissance, fait partie du besoin commun à tous les hommes de comprendre le monde qui les entoure. En connaissant mieux la nature, ils peuvent mieux l'aimer, la servir, l'utiliser ou s'en défendre, mais avec une plus grande rigueur et sans dommage, pour le profit de tous.

BIBLIOGRAPHIE

BINET P. et BRUNEL J.-P., *Physiologie végétale,* Doin, Paris, 1968. - GIESE A. C., *Cell Physiology,* W. B. Saunders Company, London, 1969. - HALL J. L., FLOWERS T. J. et ROBERTS R. M., *Plant Cell Structure and Metabolism,* Longman, London, 1974. - HALLAIRE M., PERRIN de BRICHAMBAUT Ch. et GOILLOT Ch., *Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère* (ouvrage collectif), I.N.R.A., Paris, 1970. - HELLER R., *Biologie végétale,* Masson, 1969. - MAZLIAK P., *Physiologie végétale, Nutrition et Métabolisme,* Hermann, Paris, 1974. - SALISBURY F. B. et ROSS C., *Plant Physiology,* Wadsworth Publishing Company, Belmont, California, 1969.

ÉLÉMENTS D'EMBRYOLOGIE ANIMALE

L'objet de l'embryologie est l'étude des processus à partir desquels un œuf, cellule diploïde, se transforme en un *individu libre* plus ou moins complexe dans son organisation. Le terme *embryon* désigne des stades juvéniles des animaux, encore contenus dans les membranes de l'œuf ou à l'intérieur du corps maternel. Il est évident cependant qu'à l'éclosion ou à la naissance, le développement n'est pas achevé; des transformations radicales peuvent encore s'opérer (par exemple, la métamorphose de la chenille en papillon, du têtard en grenouille). En outre, à sa naissance, le jeune n'est jamais apte à se reproduire. Il ne deviendra adulte que lorsque ses organes sexuels se seront différenciés et seront devenus fonctionnels.

L'embryogenèse d'un individu correspond au déroulement continu de changements amenant des structures de plus en plus complexes à se différencier. On peut cependant distinguer des étapes dans la vie embryonnaire.

La première phase du développement consiste dans le passage de l'état unicellulaire à l'état pluricellulaire, qui est celui de la plupart des animaux *(Métazoaires)*. A ce stade, aucun accroissement en volume du germe n'est décelable. La masse globale de l'œuf se cellularise par le jeu de mitoses répétées. C'est la phase de **segmentation.** Le germe pluricellulaire ainsi obtenu est encore une ébauche qui n'évoque en rien le futur organisme.

Il existe, entre un oursin, un ver de terre et une souris, trois types d'animaux très éloignés d'un point de vue systématique, des caractères communs. Ils sont formés de trois structures emboîtées : un tube digestif séparé de la paroi du corps par une cavité *(cavité générale,* ou *cœlome)* ayant une paroi propre. Cette cavité générale peut être unique (oursin) ou subdivisée en plusieurs compartiments (ver de terre, souris). C'est au cours de la phase de **gastrulation** que le germe acquiert cette organisation. Il devient une *gastrula,* formée des trois feuillets fondamentaux :

— l'*ectoderme,* ou *ectoblaste ;*
— le *mésoderme,* ou *mésoblaste ;*
— l'*endoderme,* ou *entoblaste.*

Le feuillet externe (ectoderme) est destiné à donner l'épithélium de revêtement et le système nerveux; le feuillet moyen (mésoderme) donnera les tissus de soutien et les éléments du système circulatoire; quant au feuillet interne (endoderme), il est à l'origine de l'épithélium du tube digestif, de ses glandes annexes et de l'appareil respiratoire.

Après la gastrulation, les organes s'ébauchent (phase d'**organogenèse**). Le développement se spécialise suivant les groupes zoologiques; cependant, des traits communs vont subsister longtemps encore chez les embryons des animaux des mêmes grands embranchements. De ce fait, l'embryologie descriptive, tout autant que l'anatomie comparée et la paléontologie, confirme les théories de l'évolution.

Avant que l'embryogenèse soit comprise comme une construction progressive *(épigenèse)* allant d'une cellule à un être dont les diverses parties sont différenciées en organes, les auteurs anciens supposaient que les éléments constitutifs de l'être ne se façonnaient pas progressivement mais étaient présents dans l'œuf (concept de *préformation*). L'embryogenèse, dans cette optique, se réduisait à un simple phénomène de croissance. Une conséquence de cette théorie était le concept d'*emboîtement des germes :* par exemple, puisqu'il y avait dans l'œuf humain un petit homme ou une petite femme, il fallait que dans les futurs spermatozoïdes ou ovules il y eût également un petit homme ou une petite femme. Malgré les observations d'un pionnier (Wolff) sur l'embryon de poulet, la théorie de la préformation a dominé la pensée des scientifiques jusqu'au début du XIXe siècle. A ce moment, le principe d'épigenèse énoncé par Wolff voit le nombre de ses partisans s'accroître sans que ceux-ci soient toutefois capables d'en expliquer les mécanismes. Il fallait, pour aborder la compréhension des processus de l'embryogenèse, que naquît l'embryologie expérimentale, à la fin du XIXe siècle. Actuellement, la confrontation des résultats obtenus dans différents secteurs de la biologie : l'embryologie moléculaire, la biologie moléculaire et la génétique, permet de considérer l'œuf non comme une coquille contenant un jeune tout formé, mais comme une structure très organisée contenant dans son noyau et dans son cytoplasme les plans qui permettront l'édification progressive de l'embryon.

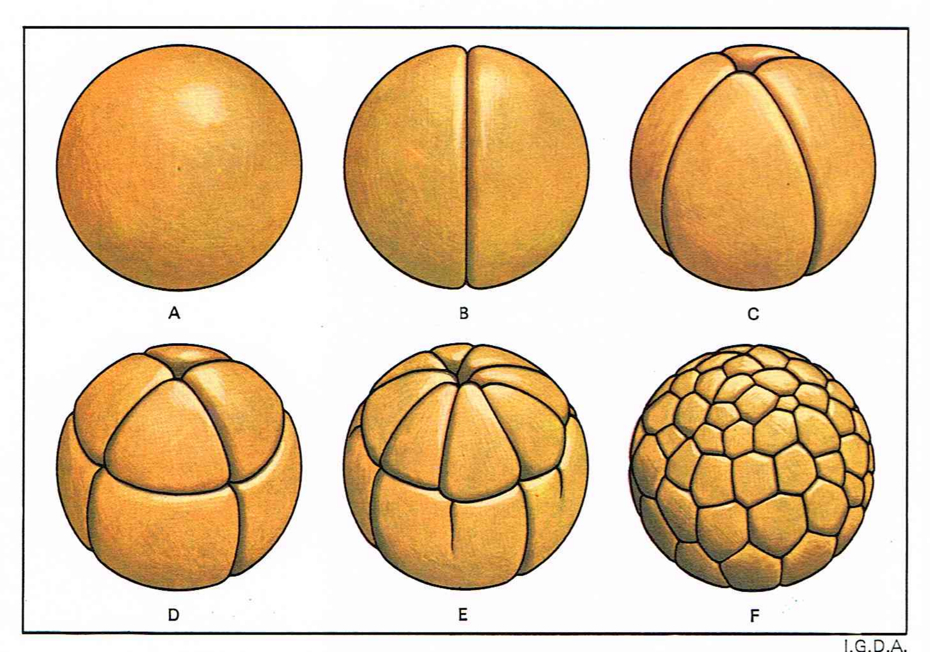
Les grandes étapes du développement

L'embryogenèse de l'Amphibien *Pleurodeles waltlii* fournit un bon exemple pour définir les grandes étapes du développement de l'embryon; en effet, le pleurodèle, gros triton originaire d'Afrique du Nord et de la péninsule Ibérique, se reproduit facilement en captivité. Une parade nuptiale de quelques heures aboutit à l'émission par le mâle de un à six *spermatophores* (formations gélifiées contenant des spermatozoïdes), qu'il colle sur le fond de l'aquarium. Il amène la femelle à recueillir avec les lèvres de son cloaque un spermatophore. 12 à 24 heures plus tard, la femelle pond des chapelets d'une vingtaine d'œufs, chaque œuf recevant à son

L. Gallien - J. Desrosiers



◄ *Chez* **Pleurodeles waltlii**, *une parade nuptiale de quelques heures aboutit à l'émission par le mâle de un à six spermatophores, contenant les spermatozoïdes; la femelle en recueille un dans son cloaque et pond, 12 à 24 heures après, des œufs qui sont fécondés à leur passage par les spermatozoïdes.*



▲ *Représentation schématique de la* **segmentation totale** *d'un œuf de grenouille; les plans de clivage successifs (A à F) aboutissent, dix à quinze heures après la ponte, à la formation d'une* **morula.**

passage dans le cloaque des spermatozoïdes. Ces œufs, enrobés dans une gangue muqueuse collante, sont de petites sphères de 1,8 mm de diamètre. Ils présentent une polarité marquée par la coloration brune d'un hémisphère et la dépigmentation de l'autre, qui est vert clair. Au centre de la calotte brune, on observe une petite tache claire, *la tache de maturation*. Elle correspond au *pôle animal* de l'œuf. Sous celle-ci, légèrement en profondeur, se trouve le matériel chromosomique de l'œuf. En 10 minutes, les spermatozoïdes traversent la gangue et parviennent à la surface de l'œuf. Un ou plusieurs d'entre eux piquent ce dernier. La piqûre détermine d'une part une *rotation d'orientation* des œufs, qui se disposent tous le pôle clair et lourd vers le bas, et d'autre part un *remaniement pigmentaire* aboutissant à la formation d'un *croissant* sous-équatorial *dépigmenté*. A ce stade, l'œuf présente donc une symétrie bilatérale et son plan de symétrie correspond à celui du futur organisme.

L'amphimixie, c'est-à-dire l'union des noyaux haploïdes mâle et femelle, s'effectue cinq heures après la ponte.

Segmentation

Six heures après la ponte, un premier plan de clivage méridien scinde l'œuf en débutant au niveau du pôle animal. Dans 50 % des cas, ce plan correspond au plan de symétrie du futur embryon et est perpendiculaire au croissant dépigmenté. Une heure et demie plus tard, un second plan de clivage méridien, perpendiculaire au premier, découpe le germe en 4 cellules, ou *blastomères*. Le troisième plan est latitudinal et sus-équatorial : 4 micromères et 4 macromères sont ainsi définis. L'inégalité de taille des blastomères résulte de l'hétérogénéité de l'œuf du point de vue de sa surcharge en plaquettes vitellines. Au cours des cycles mitotiques suivants, le rythme des divisions sera plus rapide dans la calotte animale du germe qui contient des petites plaquettes que dans l'hémisphère végétatif, surchargé en grosses inclusions vitellines. Les plans de clivage sont alternativement méridiens et latitudinaux. Dix à quinze heures après la ponte, le germe est formé de quelques dizaines de cellules arrondies dont la disposition évoque le fruit de la ronce : c'est la *morula*. Vingt-quatre heures après le début du développement, plusieurs milliers de cellules, de taille très inégale suivant que l'on considère un hémisphère ou l'autre, se sont formées : le germe est devenu une *blastula*. Dès le stade 8 blastomères, la *cavité de segmentation,* ou *blastocèle,* s'organise par écartement des micromères dans la zone axiale.

Au cours de la segmentation, le germe conserve son volume primitif et l'arrangement des diverses inclusions n'est pas modifié par le dépôt des nombreuses cloisons.

La gastrulation et la morphogenèse primaire

La gastrulation

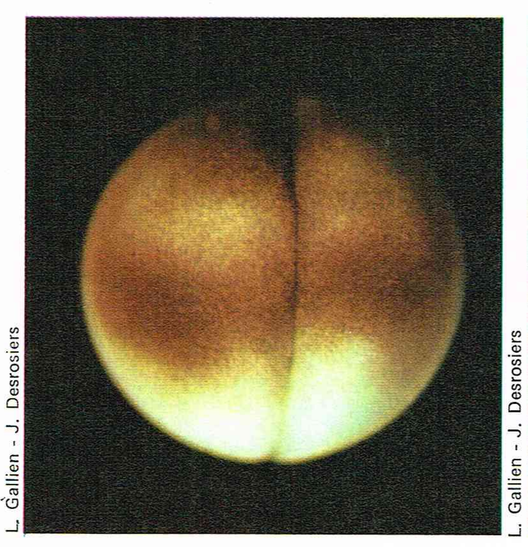
Par suite *de mouvements actifs orientés et coordonnés,* les blastomères vont modifier leurs positions respectives. Ces mouvements, fondamentaux pour l'acquisition de la forme et de la structure de l'embryon, sont dits *morphogénétiques*.

Déroulement de la gastrulation

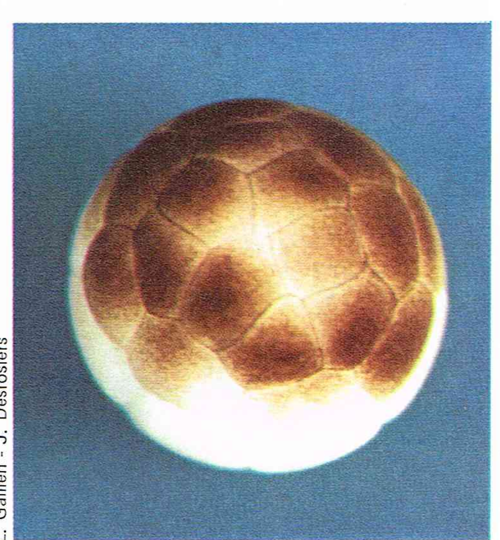
Trente et une heures après la ponte, alors que les divisions cellulaires se poursuivent à rythme ralenti, apparaît la première manifestation du phénomène de gastrulation. Il s'agit d'un court sillon en forme d'arc, situé au niveau de l'ex-croissant dépigmenté, et dont le plan de symétrie coïncide avec celui du germe; son rebord externe est la *lèvre dorsale du blastopore*. Dans les heures qui suivent, l'arc grandit, prend la forme d'une faucille puis d'un fer à cheval et, finalement, ses deux extrémités libres se rejoignent pour former la lèvre ventrale du blastopore. La masse des blastomères englobés par la fente blastoporale constitue le *bouchon vitellin*. Quarante-six heures après la ponte, le bouchon vitellin ainsi défini présente sa taille maximale et, progressivement, son diamètre diminue, par suite de son enfoncement à l'intérieur de la *gastrula*. Le blastopore, qui se referme à la manière d'un diaphragme, devient ponctuel puis se réduit à l'état de fente.

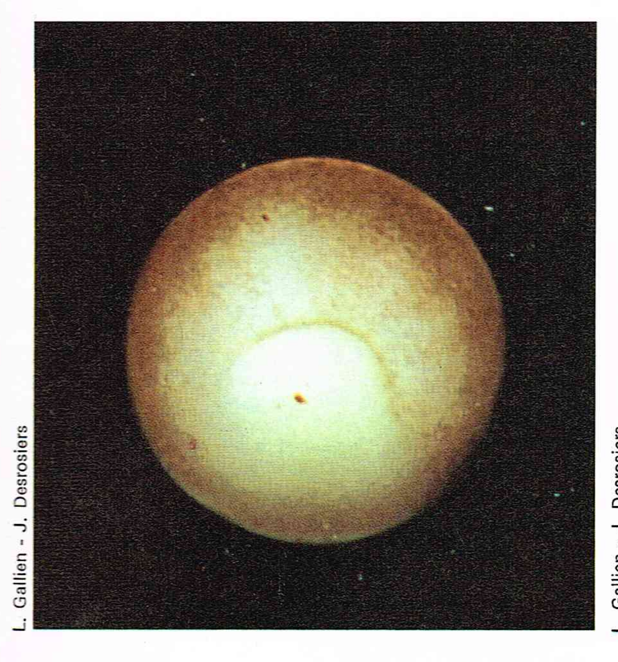
La blastula âgée est caractérisée par la présence d'un vaste blastocèle qui occupe la majeure partie de l'hémisphère animal. Au cours de la gastrulation, son importance diminue peu à peu et il fait place à une large cavité : l'*archentéron*. C'est un intestin primitif renflé à son extrémité antérieure aveugle et communiquant avec l'extérieur par un orifice postérieur, le *blastopore*. Il est délimité par un plancher ventral endodermique, épais,

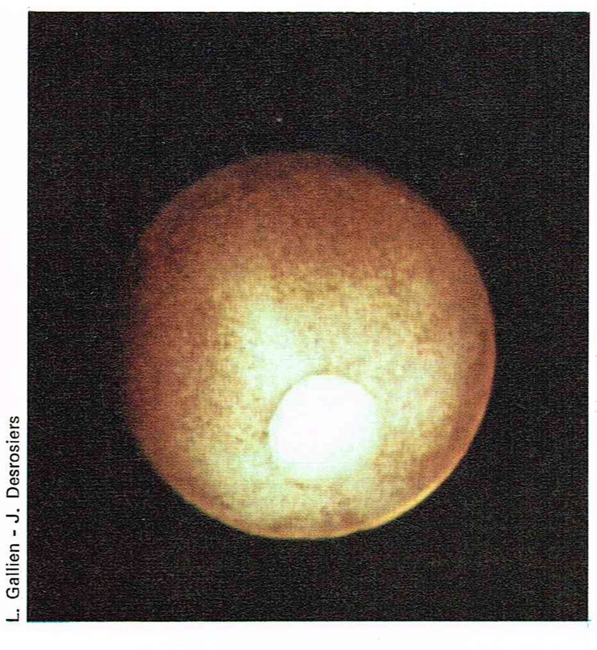
▼ **Segmentation** *de l'œuf de triton (vues du pôle animal); de gauche à droite : stade 2 blastomères; stade 8 blastomères;* **morula.**








L. Gallien - J. Desrosiers


L. Gallien - J. Desrosiers

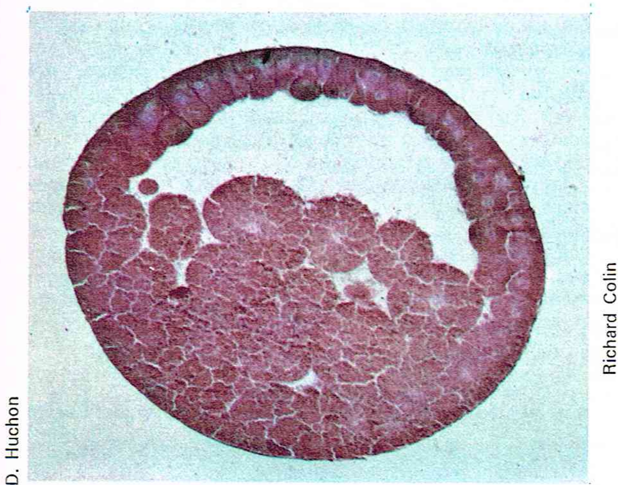
◄ **Gastrulation** *(vues de l'hémisphère végétatif) ; à gauche, stade de la* **lèvre blastoporale** *en forme de faucille ; à droite, stade du petit* **bouchon vitellin.**

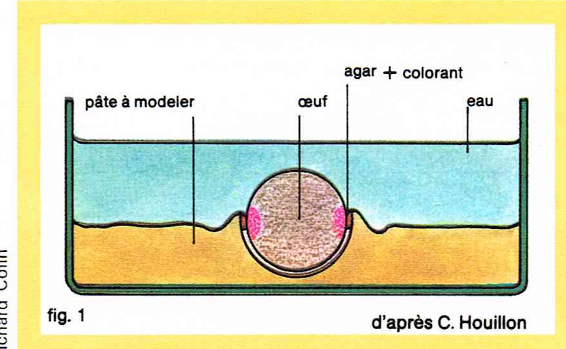
et un toit mésodermique, mince. Le plancher et le toit se rejoignent et se superposent étroitement sur les côtés pour fermer le tube.

Analyse expérimentale des mouvements morphogénétiques

L'étude morphologique à différents stades est insuffisante pour comprendre les mouvements de la gastrulation. Il est nécessaire de procéder à une analyse expérimentale et de suivre les déformations et les déplacements de groupes cellulaires en les tatouant très précisément par des colorants vitaux. Vogt, en 1925-1929, a développé cette technique pour le triton (fig. 1).

Une blastula âgée est déposée dans une coupelle à fond garni de pâte à modeler et remplie d'eau. La pâte à modeler est creusée d'une logette de diamètre légèrement supérieur à celui de la blastula. Celle-ci est installée dans la logette. Dans l'espace compris entre le germe et la pâte à modeler, on dispose de petits fragments de gélose imprégnés de bleu de Nil ou de rouge neutre. Le contact entre la blastula et les fragments de gélose est maintenu un quart d'heure à une demi-heure afin que le colorant diffuse dans les cellules. Puis la blastula est remise en

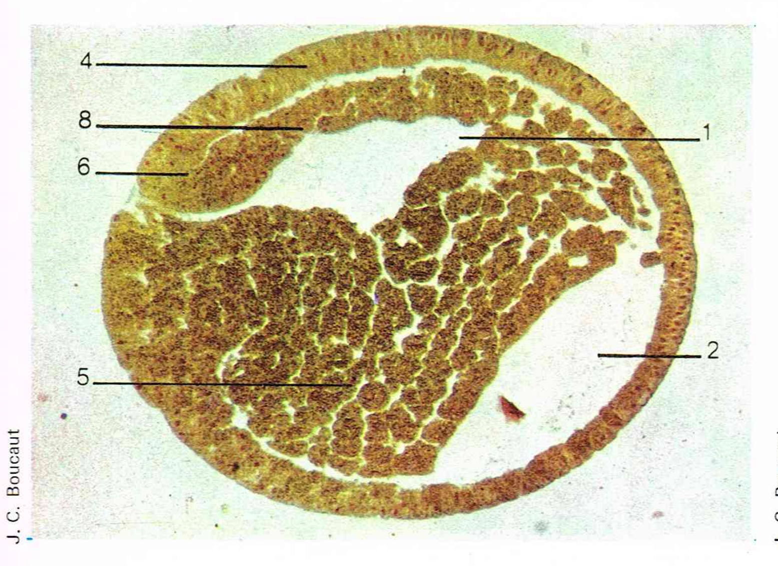

D. Huchon



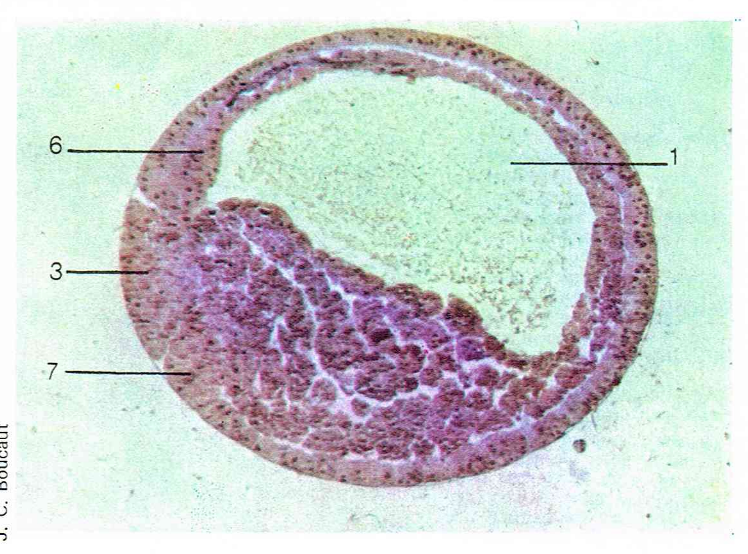
Richard Colin

◄ *A gauche, coupe méridienne de* **blastula ;** *le blastocèle est bien visible ; on observe les* **micromères** *de l'hémisphère animal et les* **macromères** *végétatifs. A droite, principe de la pose* **des marques colorées** *sur un œuf d'Amphibien.*

▼ *Coupe sagittale* **du germe** *pendant* **la gastrulation ;** *à gauche, stade de la lèvre blastoporale en forme de faucille ; à droite, stade du bouchon vitellin : 1, archentéron ; 2, blastocèle ; 3, bouchon vitellin ; 4, ectoderme ; 5, endoderme, 6, lèvre dorsale ; 7, lèvre ventrale du blastopore ; 8, mésoderme cordal.*

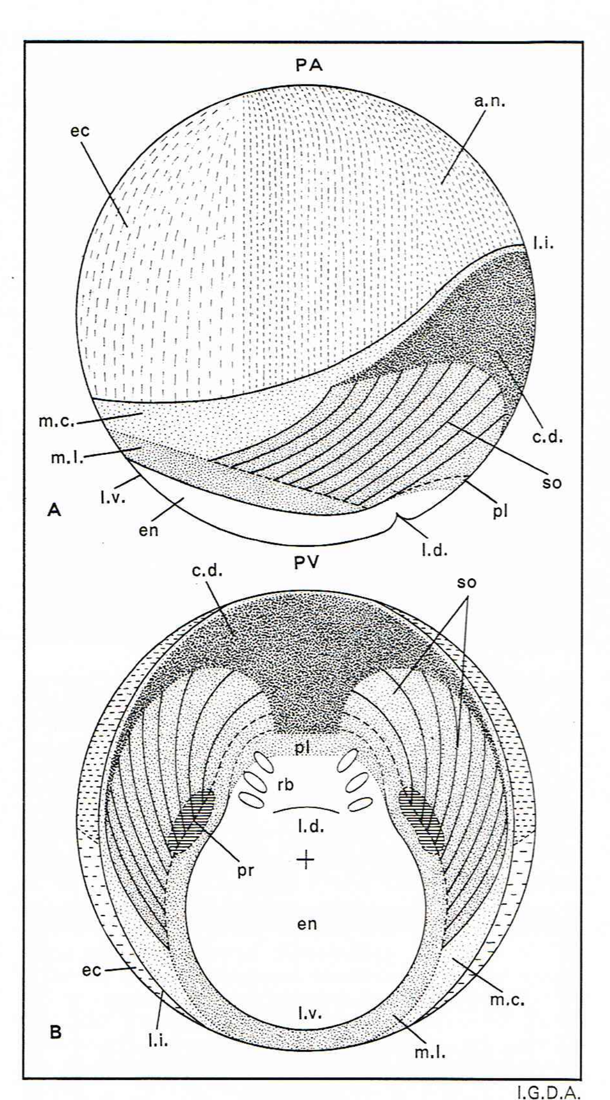


J. C. Boucaut



J. C. Boucaut

▶ *Carte des territoires présomptifs établie pour le triton au début de la gastrulation. A, vue de profil; B, vue du pôle végétatif marqué +; l.d., lèvre dorsale du blastopore; r.b., région branchiale; l.v., lèvre ventrale du blastopore; m.c., mésoderme caudal; c.d., corde dorsale; en, endoderme; ec, ectoderme; a.n., aire nerveuse (neuroblaste); pr, pronéphros; PA, pôle animal; PV, pôle végétatif; pl, plaque précordale; so, somites; l.i., limite d'invagination.*



I.G.D.A.

élevage. Deux sortes de renseignements peuvent être recueillis par l'observation des taches plus ou moins longtemps après l'intervention :

— la déformation des tatouages matérialise la *direction* et le *sens* des déformations et des déplacements cellulaires;

— en disséquant les embryons deux ou trois jours plus tard, on peut repérer, dans les organes alors ébauchés, les emplacements occupés par des marques définies.

La seconde catégorie d'observations permet d'affirmer qu'un organe donné de l'embryon s'est édifié à partir d'un ensemble cellulaire précis de la blastula. Une cartographie des différents *territoires présomptifs* de la blastula a été établie pour le genre *Triturus,* en 1929, par Vogt. Le qualificatif « présomptif » indique que les filiations établies n'ont de valeur que dans le cas où rien ne vient troubler le développement embryonnaire; la blastula âgée ne doit pas être considérée comme un ensemble de groupes cellulaires dont le devenir est fixé d'une manière absolue. Trois régions, correspondant aux trois feuillets, peuvent être reconnues. La limite entre le territoire ectodermique présomptif et le territoire mésodermique présomptif est la *limite d'invagination.* La déformation et le déplacement des tatouages permettent de définir les mouvements élémentaires de la gastrulation : l'invagination, l'épibolie, la convergence, la divergence et l'élongation.

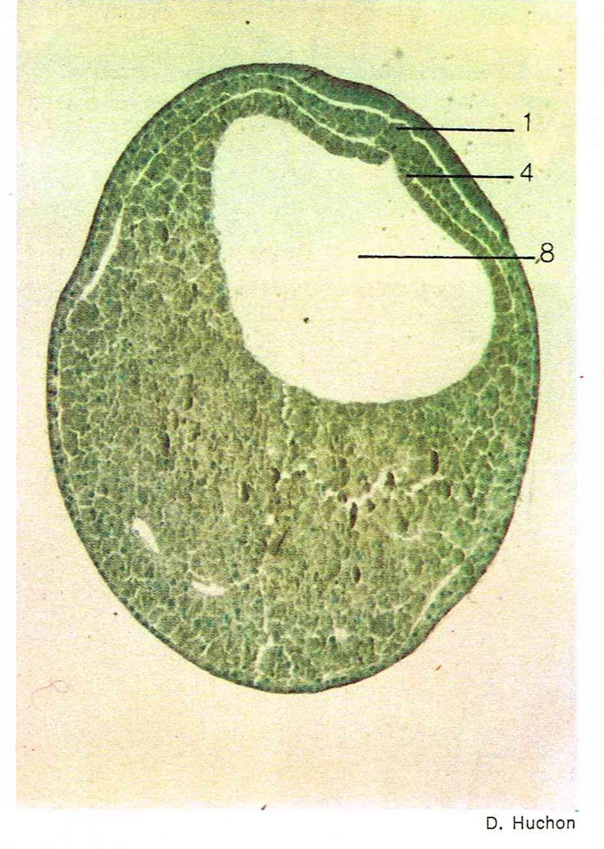
L'*invagination* concerne les territoires situés sous la limite d'invagination; elle se fait, d'une part, par enroulement des tissus malléables au niveau du rebord externe de la fente blastoporale (marques 7 à 4 dans le plan sagittal) et, d'autre part, par basculement des gros blastomères végétatifs (marques 8 à 11) [fig. 2]. Après leur entrée à l'intérieur du germe, les territoires endodermiques et mésodermiques *se séparent,* sauf en deux points (le pharynx et la zone du futur anus) : l'endoderme s'enfonce à la façon d'un bouchon, le mésoderme épouse étroitement l'intérieur de la sphère par un mouvement de *divergence,* le mésoderme cordal progressant vers l'avant dans le plan de symétrie, par un mouvement d'*élongation.* L'*épibolie* intéresse l'aire d'ectoderme présomptif; il s'agit d'un mouvement d'étalement (par multiplication cellulaire et aplatissement des cellules) qui réalise un enveloppement du mésoderme et de l'endoderme et contribue à leur passage en profondeur.

Le résultat final de cette étape capitale du développement est un embryon sphérique constitué par trois feuillets réalisant deux sphères grossièrement concentriques. Les calottes endodermique et mésodermique sont temporairement accolées étroitement l'une à l'autre latéralement et délimitent la sphère interne creuse, qui est un intestin primitif transitoire : l'archentéron.

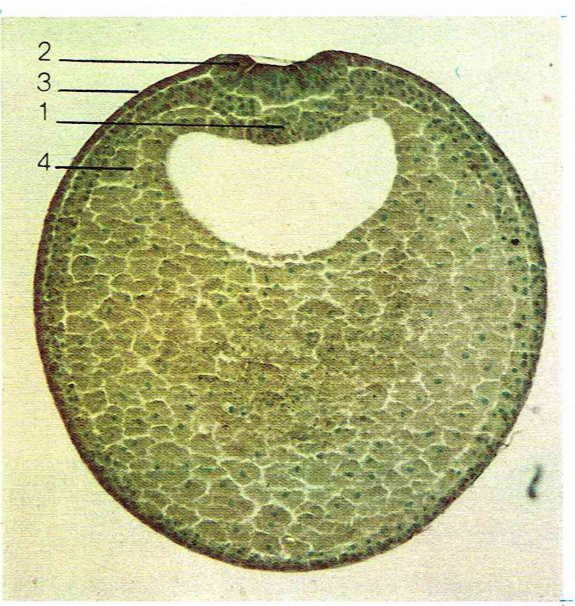
La morphogenèse primaire : la neurulation

Les mouvements, encore de grande envergure, coopèrent à la réalisation des ébauches du tractus digestif et du

▶ *Coupes transversales du germe pendant la neurulation. De gauche à droite : stade de la plaque neurale; stade des bourrelets neuraux soulevés; page ci-contre, en bas à droite, stade des bourrelets neuraux soudés (fin de neurulation); 1, corde; 2, bourrelets neuraux; 3, ectoderme; 4, endoderme; 5, gononéphrotome; 6, lame latérale; 7, somite; 8, tube digestif; 9, tube neural.*

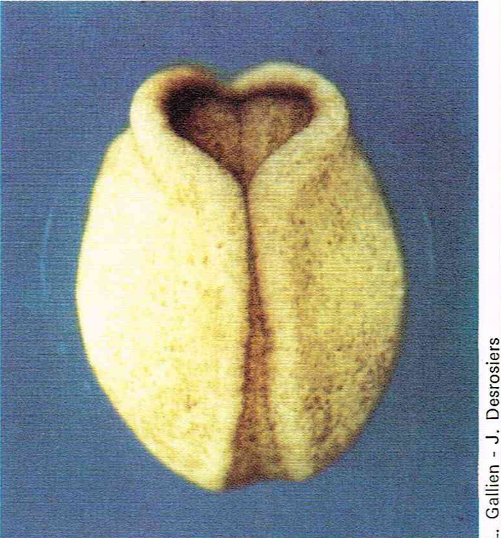


D. Huchon



D. Huchon







▲ ***La neurulation (vues dorsales). De gauche à droite : stade de la plaque neurale ; stade des bourrelets neuraux jointifs dans la région médullaire (l'encéphale est encore ouvert) ; stade des bourrelets neuraux entièrement jointifs.***

système nerveux. La formation de ce dernier étant très spectaculaire, cette phase est dite de *neurulation*. Elle se déroule de la 58e à la 80e heure après la ponte à 18 °C. La description précise des embryons, la technique des marques colorées et l'histologie sont les moyens nécessaires à l'étude du phénomène.

Dès la fermeture du blastopore, le germe s'allonge antéro-postérieurement ; sa face dorsale s'aplatit et s'épaissit. Des traînées de pigment dessinent une raquette dorsale : la *plaque neurale*. Elle se forme par un mouvement d'épibolie qui a pu être mis en évidence par la pose de marques colorées. Les bords de la raquette se soulèvent en *bourrelets neuraux*. Ces plis s'élèvent peu à peu, convergent vers le plan de symétrie bilatérale et transforment la plaque en une *gouttière neurale*. La convergence des bourrelets débute dans la région moyenne et progresse ensuite vers les extrémités du germe. Leur soudure ultérieure au niveau de l'axe de l'embryon fait de la gouttière un *tube neural*. La région antérieure de l'ébauche nerveuse, large et dilatée, est le futur encéphale ; le reste de l'ébauche donnera la moelle.

L'examen de coupes histologiques transversales et sagittales à différentes étapes de la neurulation permet de comprendre les processus d'individualisation du système nerveux, de la corde, et la fermeture du tube digestif.

Individualisation du système nerveux

Lorsque le tube nerveux se ferme, puis s'isole de l'ectoderme qui rétablit sa continuité en surface, les bords externes des bourrelets neuraux s'épaississent en *crêtes neurales,* cordons cellulaires qui se segmenteront et seront à l'origine de diverses formations : les ganglions crâniens, spinaux et sympathiques, les cellules de la surrénale, etc.

Individualisation de la corde

Les cellules axiales du cordo-mésoderme se détachent en une tigelle longitudinale, premier axe squelettique de l'embryon : la *corde,* ou *notocorde*. Le reste du mésoderme s'insinue entre l'ectoderme et l'endoderme et recouvre complètement la face ventrale de ce dernier.

Fermeture du tube digestif

Les cornes latérales du plancher endodermique tendent à se rejoindre dorsalement sous la ligne médiane de la calotte mésodermique, ce qui a pour effet de clore le tube digestif par une voûte endodermique. Il n'y a donc plus d'archentéron mais un vrai tube digestif.

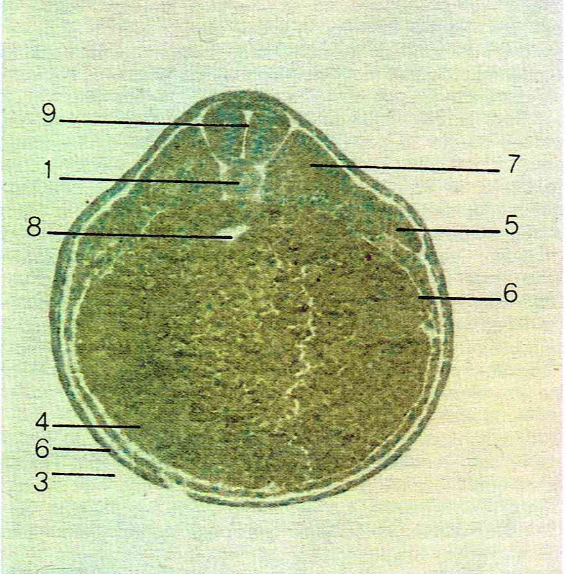
En fin de neurulation, la disposition concentrique des trois feuillets fondamentaux est donc réalisée.

L'organogenèse : les stades du bourgeon caudal

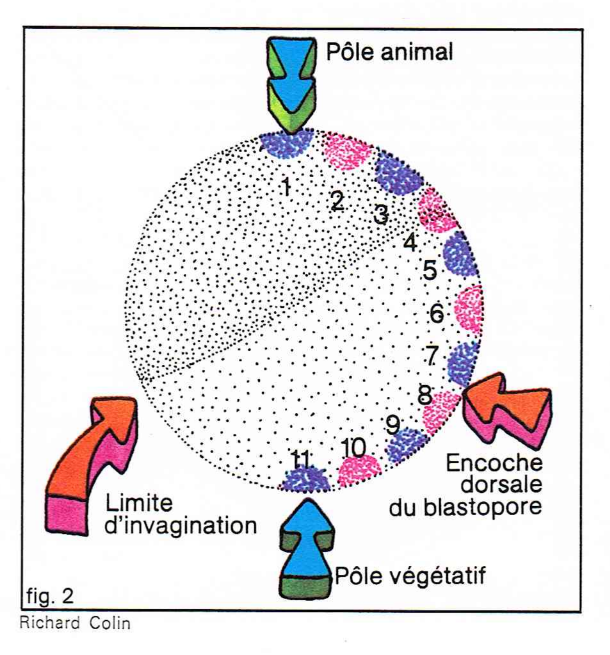
A la phase de morphogenèse primitive succède la *période d'organogenèse,* qui correspond à l'édification des organes. Deux processus principaux y sont à l'œuvre :

— des mouvements et des proliférations cellulaires de même nature que ceux analysés pendant la gastrulation mais d'une amplitude moindre et plus localisés ;

— la *différenciation cellulaire,* c'est-à-dire l'acquisition par les différentes catégories cellulaires de leurs propriétés spécifiques.

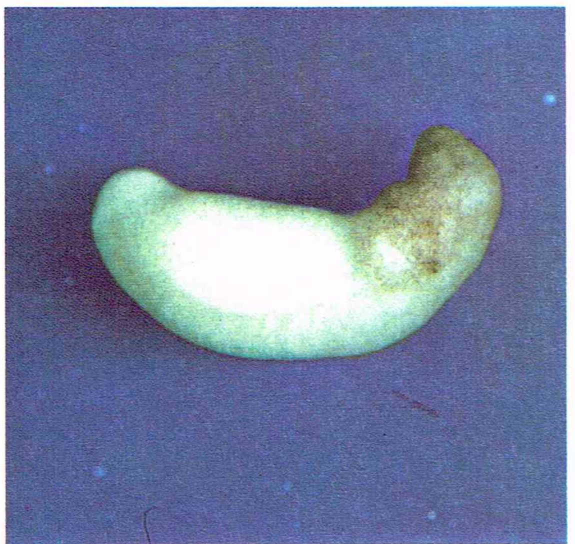


D. Huchon



Richard Colin

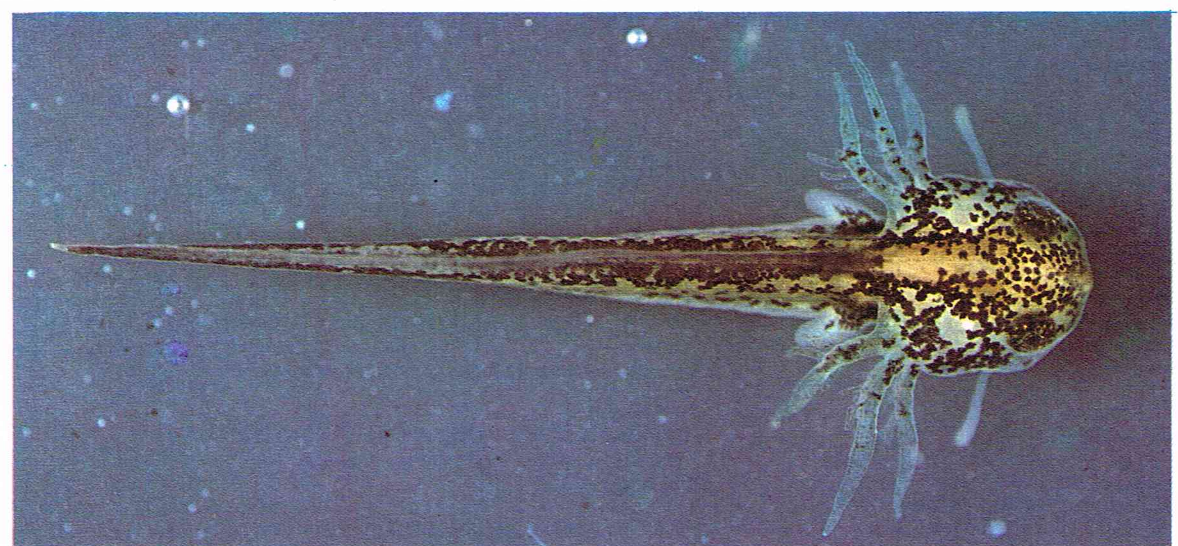
◀ ***Représentation de onze marques colorées placées dans le plan de symétrie bilatérale chez une blastula âgée de triton.***



L. Gallien - J. Desrosiers

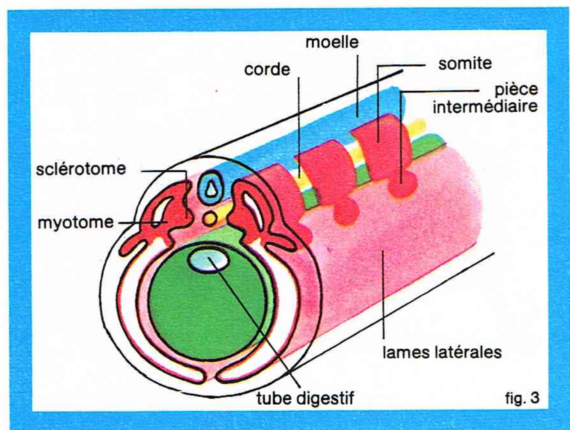
L. Gallien - J. Desrosiers

▲▶ Stades **du bourgeon caudal.** *A gauche, embryon de quatre jours environ (les vésicules optiques et otiques sont visibles, ainsi que les ébauches branchiales, somitiques et rénales); à droite, en haut, embryon âgé d'une semaine. Ci-contre, larve au stade de la prise de nourriture (18 jours; 12,5 mm); les nageoires dorsales et caudales sont bien développées.*



L. Gallien - J. Desrosiers

La diminution d'amplitude des mouvements morphogénétiques et leur localisation de plus en plus précise conduisent à un modelage de l'embryon. A la fin de la période d'organogenèse, la phase préfonctionnelle du développement s'achève : l'embryon devient une larve autonome. Les stades de la vie embryonnaire pendant lesquels les systèmes nerveux, circulatoire, digestif, etc., se différencient sont appelés stades du *bourgeon caudal* en raison de l'apparition et de l'accroissement de l'ébauche de queue de l'embryon. Cette étape de la vie embryonnaire est la plus longue : elle dure de la 87ᵉ heure au 12ᵉ jour après la ponte à 18 °C.



Richard Colin

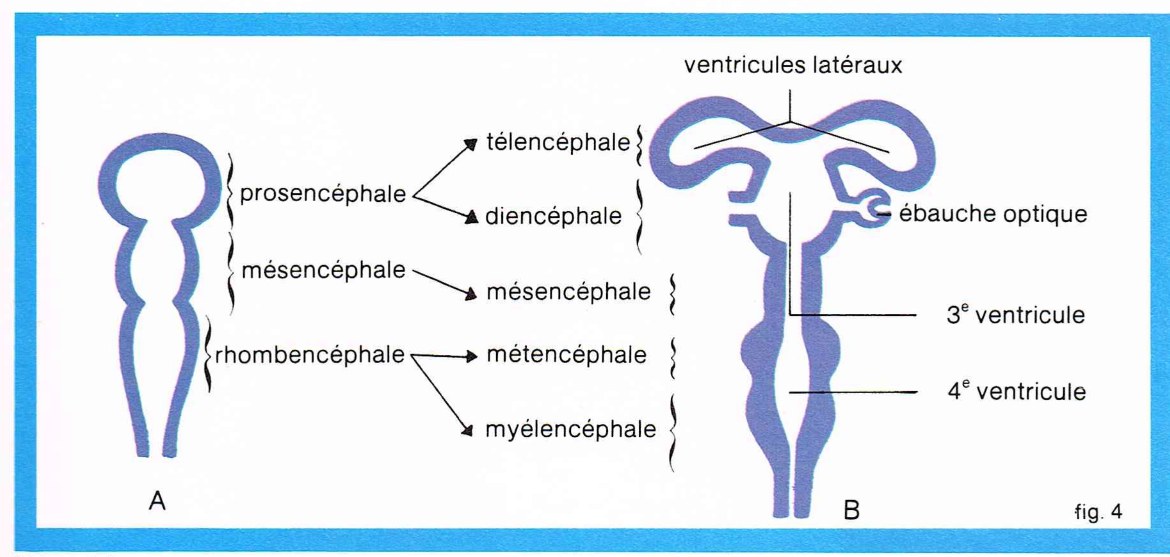
▶ Représentation schématique de la **métamérisation du feuillet mésodermique** *d'un Vertébré.*

Évolution des formes extérieures de l'embryon

La neurulation achevée, on assiste à l'allongement et à l'individualisation des diverses parties du corps : la tête, le tronc, la queue. Les organes axiaux, qui étaient moulés sur la convexité de la masse des grosses cellules vitellines, se redressent du fait de la différenciation histologique très précoce de la corde, que la turgescence de ses cellules transforme en une tigelle rigide. Progressivement, la tête se modèle. Les ébauches des organes sensoriels deviennent visibles, en particulier *l'ébauche oculaire,* qui apparaît très en relief. En arrière de la *vésicule otique,* trois *bourrelets branchiaux* forment une grosse masse où des branchies externes se différencient sous forme de filaments progressivement ramifiés. Sur le tronc, le *blastème rénal* provoque une petite saillie des tissus sus-jacents dans la zone dorsale. Cinq jours après la ponte, le cœur, tube visible à travers la paroi du corps transparente à ce niveau, commence à battre. Une nageoire dorsale et une nageoire caudale se développent; au moment de l'éclosion, la larve sera capable de nager. Pendant les derniers jours de la vie embryonnaire, les bourgeons des membres antérieurs émergent; le vitellus se résorbe; la bouche ne se percera que dans les premiers jours de la vie larvaire : c'est alors que la *prise de nourriture* pourra se faire.

Évolution du manteau mésodermique

De part et d'autre de la corde, le revêtement mésodermique est le siège de phénomènes réguliers de cavitation et de segmentation qui conduisent à la *métamérisation* du mésoderme. Seules les zones dorsales épaissies du manteau sont scindées en amas symétriques : les *somites.* Cette segmentation a pour point de départ la



Richard Colin

◀ ***Représentation schématique de la différenciation du tube neural ; A, stade des trois vésicules cérébrales primaires ; B, organisation en cinq vésicules cérébrales.***

région postérieure de la tête et progresse ensuite vers l'arrière et vers l'avant (fig. 3). Latéralement et ventralement, le mésoderme se clive en deux feuillets, les *lames latérales,* que le processus de métamérisation n'affecte pas. Ces lames délimitent entre elles une cavité : le *cœlome.* La lame qui s'applique contre l'endoderme est la *splanchnopleure ;* celle qui s'applique contre la face interne de l'ectoderme est la *somatopleure.*

Les cellules de la zone interne des somites *(sclérotome)* vont s'amasser autour de la corde pour constituer les vertèbres. Celles de la zone la plus externe évoluent en muscles dorsaux et derme de la peau. La splanchnopleure des lames latérales est à l'origine des tuniques musculaires et conjonctives du tube digestif, des arcs branchiaux, du cœur, du feuillet viscéral, du péritoine et du péricarde. Les feuillets pariétaux des séreuses sont formés par la somatopleure. Celle-ci se différencie également en éléments squelettiques (ceintures, membres). Le cœlome est subdivisé en cavités péritonéale et péricardique.

Au niveau de certains somites troncaux, la métamérisation s'étend latéralement, découpant dans le mésoderme intermédiaire des *gononéphrotomes.* Ces blastèmes sont à l'origine de l'appareil rénal (reins, uretères), des oviductes et des ébauches somatiques des gonades.

Les cellules sexuelles, isolées très tôt au cours de la segmentation et localisées dans l'endoderme jusqu'au stade neurula, viendront coloniser les ébauches somatiques des gonades.

Évolution de l'ectoderme

Le tube neural se différencie en cerveau et moelle épinière. Le cerveau passe tout d'abord par un stade à trois vésicules : cerveaux antérieur, moyen et postérieur. Puis, s'organisent les cinq cavités caractéristiques (fig. 4). La deuxième cavité *(diencéphale)* émet des évaginations dorsalement (épiphyse), latéralement (vésicules optiques) et ventralement (hypophyse postérieure). En regard de chaque somite, des axones issus de la partie ventrale de la moelle constituent la racine ventrale motrice des nerfs mixtes. La crête neurale, primitivement continue, se scinde en amas cellulaires, qui sont à l'origine des ganglions rachidiens. Les prolongements des neurones ganglionnaires se dirigent d'une part vers la face dorsale de la moelle et d'autre part vers la racine ventrale des nerfs mixtes. Certaines cellules de la crête neurale émigrent loin du névraxe. Leur devenir est varié : elles donnent des ganglions, le squelette cartilagineux branchial, les mélanophores. Elles sont également à l'origine des cellules de la glande interrénale, qui est l'équivalent de la moelle des glandes surrénales de l'homme.

L'ectoderme banal donne l'épiderme et les glandes à mucus de la peau. Il revêt les balanciers (organes adhésifs transitoires) et les branchies externes. L'épithélium de la muqueuse buccale est d'origine ectodermique, de même que le lobe antérieur de l'hypophyse. En certains points de la tête, l'épiderme présente des épaississements lenticulaires : les *placodes sensorielles* (olfactives, cristalliniennes, otiques).

Évolution de l'endoderme

L'endoderme forme l'épithélium de tout le tube digestif à l'exception de la bouche. Des évaginations de l'endoderme sont à l'origine des glandes annexes : le foie et le pancréas. Très tôt, dès le stade neurula, le diverticule hépatique peut être reconnu. Le tissu conjonctif des glandes annexes a pour origine la splanchnopleure. L'endoderme de la région pharyngienne tapisse les fentes branchiales ; il est également à l'origine de la glande thyroïde et du thymus.

La segmentation

La structure de l'œuf et les modalités de la segmentation

Suivant leur surcharge en vitellus, on peut reconnaître différents types d'œufs.

— *Les œufs alécithiques* sont complètement ou quasiment dépourvus de vitellus. L'œuf des Plathelminthes, très petit (20 à 30 μ de diamètre), est entouré de cellules nourricières. L'œuf des Mammifères, beaucoup plus gros (chez l'homme 120 à 140 μ de diamètre), se développera en parasite dans l'organisme maternel.

— *Les œufs oligolécithiques* ne renferment qu'une faible quantité de vitellus ; leur diamètre varie de 1/10 à 3/10 mm. On les trouve, par exemple, chez les Échinodermes et les Procordés.

— *Les œufs hétérolécithiques* présentent une teneur moyenne en vitellus réparti dans tout l'œuf mais de façon inégale. Leur taille varie de 1 à 2 mm. Certains Échinodermes, la lamproie, les Poissons Chondrostéens (esturgeon) et les Amphibiens ont des œufs de ce type.

— *Les œufs télolécithiques,* ou *discoblastiques,* sont chargés d'un vitellus très dense dans l'hémisphère végétatif. Le cytoplasme contenant le noyau est rejeté au pôle animal sous forme d'un petit disque. Ce sont les œufs des Céphalopodes, Sélaciens, Téléostéens, Sauropsidés, Protothériens Monotrèmes. Leur diamètre varie de 1 mm à quelques centimètres (par exemple, 1 mm chez la perche et 8 cm chez l'autruche).

— *Les œufs centrolécithiques,* qu'on observe chez de nombreux Arthropodes, ont un vitellus parfois abondant, au milieu duquel se tient le noyau, enrobé dans une gouttelette de cytoplasme à situation centrale. La périphérie de ces œufs est constituée par une couche de cytoplasme pur.

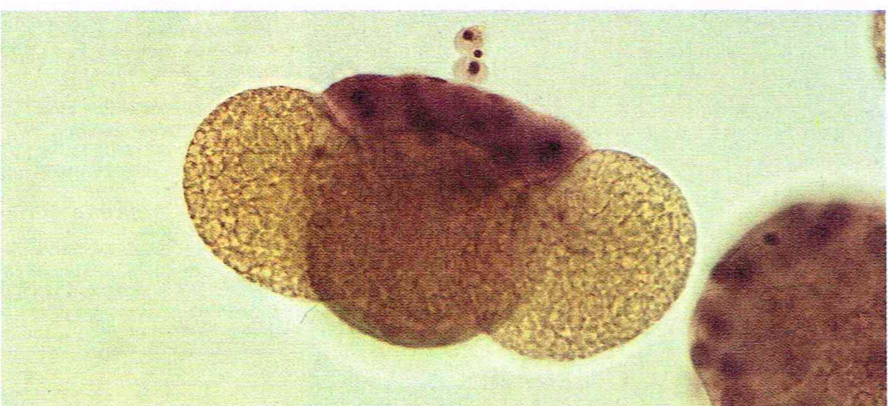
Les modalités de la segmentation dépendent de deux facteurs : l'orientation des fuseaux mitotiques et la surcharge en vitellus. Dans tous les cas, les deux premiers fuseaux sont perpendiculaires entre eux et perpendiculaires à l'axe PA-PV (PA = pôle animal [lieu d'émission des globules polaires] ; PV = pôle végétatif, opposé au pôle animal). Par contre, ultérieurement, deux modalités peuvent être observées :

— L'axe du troisième fuseau est parallèle à l'axe PA-PV. Lors des divisions suivantes, les fuseaux

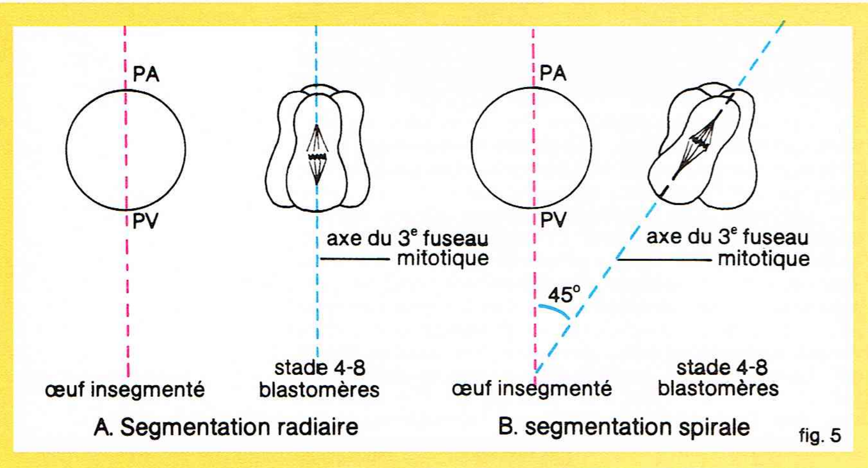
▼▶ *Ci-contre, segmentation de l'œuf d'oursin (vue du pôle végétatif). Ci-dessous, en haut, segmentation de l'œuf de* Crepidula sp. (Spiralia) *[vue de profil]; on distingue aisément les micromères des macromères chargés de vitellus; au pôle animal, les globules polaires sont encore visibles.*



D. Huchon



D. Huchon



Richard Colin

▲ *Représentation schématique des deux modes de segmentation : radiaire (A) et spirale (B).*

sont alternativement perpendiculaires ou parallèles à cet axe. C'est le type de *segmentation radiaire* (le plus répandu) [fig. 5].

— L'axe du troisième fuseau fait un angle de 45° avec l'axe PA-PV. De plus, à partir de ce moment, le sens de cette inclinaison par rapport à PA-PV s'inverse à chaque cycle mitotique pour chaque couronne de blastomères. C'est le type de *segmentation spirale* (fig.5).

Au cours du déroulement de la segmentation, la surcharge localisée du germe en vitellus (plaquettes ou gouttelettes) ralentit le dépôt des cloisons. Quand cette surcharge est très importante en une région déterminée de l'œuf, les sillons de segmentation ne pénètrent pas la masse de vitellus qui reste indivise; la segmentation est alors dite *partielle,* par opposition à la segmentation *totale,* qui intéresse toutes les parties du germe.

La segmentation totale

Elle caractérise les œufs alécithiques, oligolécithiques et hétérolécithiques. Selon la taille relative des cellules formées au cours des mitoses successives, on distingue le *mode de segmentation totale égale* (rare) et le *mode de segmentation totale inégale.* On observe, dans le seul groupe des Échinodermes, les deux types de segmentation.

● La *segmentation totale égale* peut être étudiée chez l'holothurie *Synapta digitata.* C'est un type de segmentation *radiaire :* le premier sillon de clivage méridien sépare l'œuf en deux blastomères, le deuxième étant méridien et perpendiculaire au premier. Le troisième plan, équatorial, découpe le germe en huit blastomères : quatre blastomères végétatifs, quatre blastomères animaux. Le processus se poursuit, les nouveaux plans de clivage étant perpendiculaires à ceux de la division précédente. Les cellules obtenues sont égales et de plus en plus petites. Le stade ultime atteint est une *blastula régulière* à *cavité de segmentation centrale.* A ce stade, atteint en 24 heures, l'embryon se couvre de cils, devient mobile et nage.

● La *segmentation totale inégale* est observable chez l'oursin *Paracentrotus lividus.* Les œufs de cette espèce sont très utilisés par les expérimentateurs, car ils sont facilement élevés en laboratoire après fécondation artificielle. Les œufs, insegmentés, sont caractérisés par la présence d'une couronne sous-équatoriale de pigment orangé. Le type de segmentation est *radiaire.* Au cours du quatrième cycle de clivage, les cellules de l'hémisphère animal sont divisées par deux plans méridiens perpendiculaires et donnent huit blastomères animaux, tandis que les cellules de l'hémisphère végétatif sont divisées très inégalement par un plan latitudinal sous-équatorial; ainsi se trouvent individualisés 4 *macromères,* qui contiennent tout le matériel pigmentaire, et 4 petites cellules localisées au PV, les *micromères.* Ce stade compte donc 16 cellules. Au cours des deux divisions suivantes, selon l'hémisphère considéré, les plans de clivage sont méridiens ou latitudinaux. Au stade 64 blastomères (morula), le germe est constitué par cinq étages de cellules (an_1, an_2, $vég_1$, $vég_2$ et micromères), ménageant au cœur de celui-ci le blastocèle. La blastula sphérique se couvre de cils et nage.

La segmentation de l'œuf d'Amphibien que nous avons décrite précédemment est du type radiaire, totale et inégale. Bien que l'œuf de Mammifère, dont la segmentation sera décrite plus loin, soit très pauvre en vitellus, il présente une segmentation totale devenant très rapidement inégale. Une ségrégation précoce de groupes cellulaires s'opère : un groupe apical est à l'origine de l'embryon, tandis qu'une sphère creuse de cellules plates (le *trophoblaste*) joue essentiellement un rôle dans l'élaboration d'annexes embryonnaires adaptées à la nutrition de l'embryon. Une cavité apparaît entre le disque embryonnaire et le trophoblaste. Elle équivaut à un blastocèle.

On peut remarquer que cette blastula ressemble beaucoup à celle des Oiseaux. L'ancêtre des Mammifères devait présenter des œufs télolécithiques, comme on en observe d'ailleurs actuellement chez l'ornithorynque.

● La *segmentation totale inégale et spirale* est commune à plusieurs classes d'Invertébrés ayant un même plan fondamental d'organisation, plus ou moins masqué à l'état adulte. L'ensemble de ces classes : Annélides, Plathelminthes, Mollusques, est désigné sous le nom de *Spiralia*. Dans ce type de segmentation, les généalogies cellulaires peuvent être établies avec précision, même à des stades avancés du développement. Une nomenclature déterminée a été choisie qui permet de suivre le devenir d'une cellule donnée. Les lettres A, B, C, D désignent les quatre premiers blastomères, point de départ de quatre *quadrants* de cellules. Le troisième cycle de division donne naissance à une couronne de macromères (1A, 1B, 1C, 1D) et à un *quartette* de micromères (1a, 1b, 1c, 1d). Le chiffre désigne le numéro d'ordre du quartette de micromères détachés, les lettres minuscules indiquant l'origine des micromères (par exemple, a fils de A). Au cours des divisions successives, des quartettes de micromères de rang 2, 3, ..., continuent à se détacher de la couronne de macromères. Les micromères préexistants se scindent en cellules égales. Au stade 64 cellules, l'hémisphère animal présente une structure bien définie. Au pôle animal quatre petites cellules forment une rosette. Leurs cellules sœurs s'intercalent entre elles et forment une *croix*, dont la présence est un trait caractéristique du développement des *Spiralia*. Une couronne équatoriale ceinture le germe. La calotte végétative est occupée par les macromères 4A, 4B, 4C, 4D.

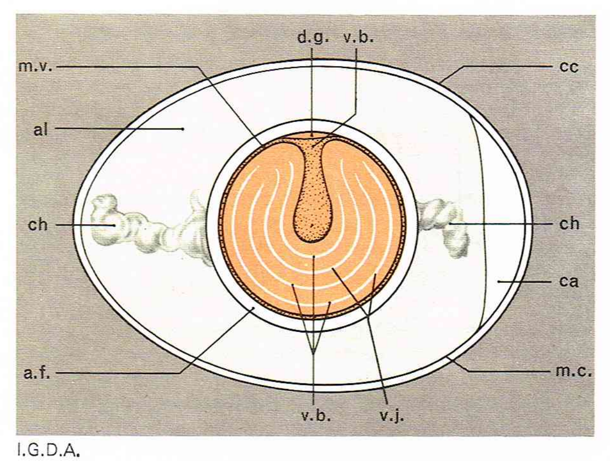
La segmentation partielle

● La *segmentation discoïdale* caractérise l'œuf de poule (fig.6). Pour observer l'œuf fécondé insegmenté, il faut le prélever dans la partie supérieure de l'oviducte. Le cytoplasme pur est limité au *disque germinatif*, ou *cicatricule ;* il contient la vésicule germinative. Le vitellus sous-jacent est formé de couches concentriques alternativement jaunes et blanches. Une colonne de vitellus blanc s'étend du disque au centre de l'œuf.

L'œuf fécondé s'engage dans l'oviducte. Le segment antérieur de celui-ci *(magnum)* sécrète l'*albumen,* qui se dépose en couches concentriques autour de l'œuf. L'albumen déposé dans la région supérieure est plus dense que celui qui est sécrété dans la région inférieure. Comme l'œuf parcourt l'oviducte en décrivant une hélice, les couches d'albumen épais forment en se tordant les *chalazes*. La masse d'albumen est ensuite enveloppée par la *membrane coquillière* (formée de deux feuillets), sécrétée par le segment d'oviducte appelé *isthme*. Finalement, l' « œuf » parvient dans la dernière région de l'oviducte *(utérus)*, absorbe beaucoup d'eau, son volume total double et la coque se constitue.

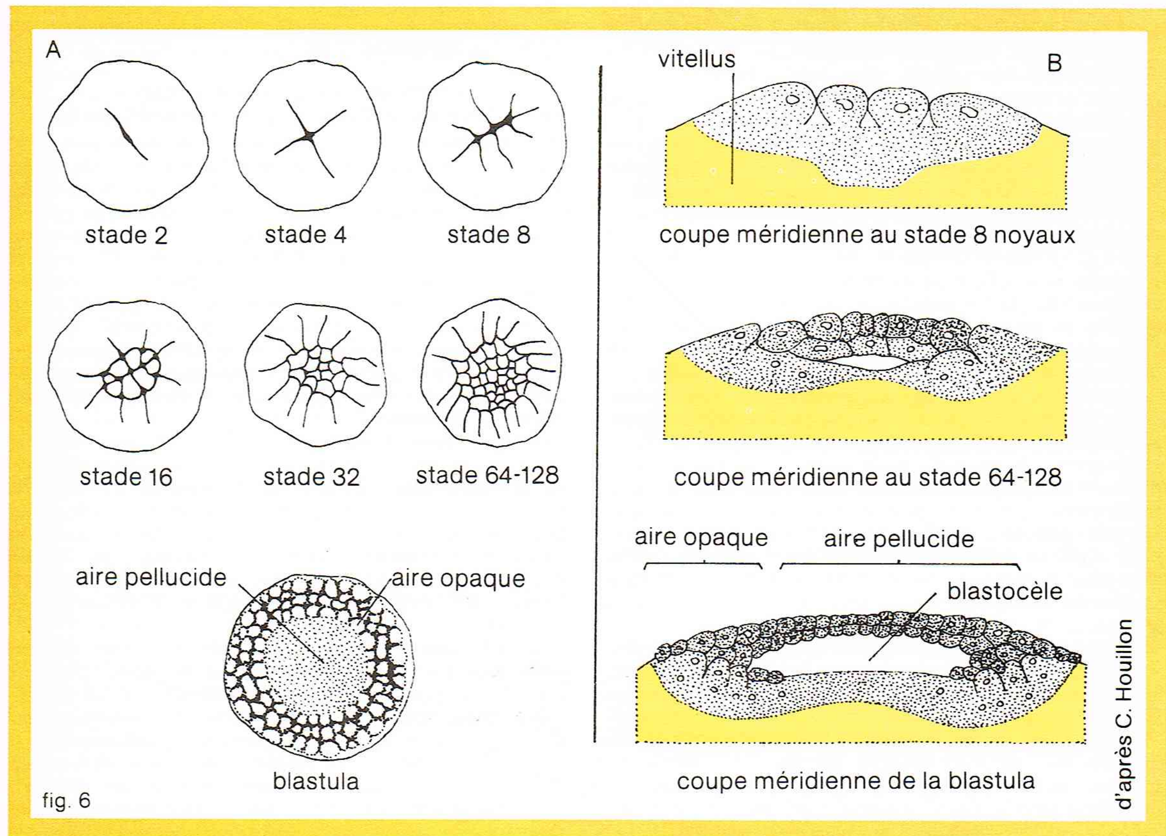
La segmentation se fait à l'intérieur des voies génitales. Elle débute trois heures après la fécondation. Les deux premiers plans de clivage sont méridiens; toutefois, s'ils découpent l'aire germinative, il n'y a pas formation de véritables blastomères. Contrairement aux exemples étudiés jusqu'à présent, le troisième fuseau mitotique et les suivants restent méridiens, et c'est assez tardivement qu'un sillon latitudinal isole une couche superficielle de blastomères d'un *syncytium vitellin* profond. L'aire germinative ainsi segmentée, ou *blastoderme*, est l'équivalent d'une blastula. Une cavité de segmentation sépare la couche cellulaire du syncytium.

● La *segmentation superficielle* caractérise les œufs centrolécithiques (par exemple, le doryphore de la pomme



I.G.D.A.

◄ ***Coupe schématique d'un œuf de poule : d.g., disque germinatif; v.b., vitellus blanc; cc, coquille calcaire; ch, chalaze; ca, chambre d'air; m.c., membrane coquillière délimitant, par séparation de ses deux feuillets, la chambre d'air; v.j., vitellus jaune; a.f., couches d'albumen très fluide; al, albumen dense; m.v., membrane vitelline.***



Richard Colin

◄ ***Représentation schématique de la segmentation de l'œuf de poule; A, vues polaires; B, coupes méridiennes.***

de terre, *Leptinotarsa decemlineata*). L'œuf inséminé de couleur jaune-orangé qui vient d'être pondu est collé au support par son pôle postérieur; il y a alors émission des deux globules polaires (les globules sont expulsés sur la face dorsale de l'œuf). La caryogamie a lieu une heure trois quarts à deux heures plus tard, au centre de l'œuf.

Le noyau de fécondation entre très vite en division (stade 2 au temps $t_0 + 2$ heures). A partir de ce moment une division cellulaire se fait toutes les heures. Au stade 32, les noyaux se disposent en un ellipsoïde. Ultérieurement, celui-ci grandit en se rapprochant de la périphérie du germe par migration. Finalement, les noyaux atteignent le cortex (temps $t_0 + 12$ heures à 24 °C). Des cloisons radiales puis tangentielles se déposent, déterminant la formation de cellules qui constituent le blastoderme superficiel. A la période de multiplication nucléaire intravitelline intensive succède une période de multiplication moins accélérée des cellules superficielles du blastoderme. Quelques *énergides* (noyaux entourés d'une gouttelette de cytoplasme) restent au sein du vitellus : ce sont les *vitellophages*.

L'activité métabolique du noyau et du cytoplasme des blastomères

Reprise de l'activité respiratoire du germe

La consommation d'oxygène augmente progressivement au cours de la segmentation. Si on prive le milieu d'élevage d'oxygène ou si on lui ajoute du cyanure, la segmentation est presque immédiatement bloquée chez l'oursin. L'effet est moindre dans le cas des œufs de grenouille : le stade blastula peut être atteint avec un retard notable. En début de segmentation, la consommation d'oxygène est cyclique. Ces cycles respiratoires correspondent aux cycles mitotiques : la consommation d'oxygène, maximale pendant l'interphase, présente un minimum pendant la métaphase et l'anaphase.

Utilisation en début de segmentation de l'information maternelle stockée dans le cytoplasme

La segmentation est un phénomène marquant par la rapidité et la monotonie de son déroulement; elle consiste essentiellement en duplications de chromosomes et dépôts de cloisons. Les matières premières requises sont peu nombreuses, mais elles doivent être présentes en grandes quantités. Chez la plupart des animaux, l'embryon ne reçoit de l'extérieur aucune substance nutritive en dehors de l'eau et de l'oxygène; on est donc amené à penser que toutes les grosses molécules qui s'édifient dans la blastula : l'ADN, les lipoprotéines membranaires, les polymères ou dimères de tubuline (protéine soufrée, constituant majeur des tubules de l'appareil mitotique), le font à partir de matériaux préexistants de l'ovocyte par *réarrangement moléculaire*. Ce réarrangement implique la présence dans le germe d'une part des *matières premières* et d'autre part de l'*information*.

Tout au long de l'ovogenèse, se sont accumulées des réserves de matières premières (vitellus lipoprotéique et lipidique, inclusions glucidiques, ADN et ARN vitellins), des réserves d'enzymes (ADN polymérase, ARN polymérase, ARN réductase), des réserves d'ARN ribosomique, d'ARN de transfert et *des réserves à caractère informationnel :* ARN messagers à vie longue.

Pendant la segmentation et même ultérieurement, les matières premières accumulées dans l'œuf sont utilisées par le germe. Il reste à déterminer pendant quelle période de l'embryogenèse l'information maternelle (ARN messagers) stockée dans l'ovocyte sert de matrice pour les synthèses protéiques, et à quel moment le génome propre de l'embryon prend le relais pour diriger ces synthèses.

Les preuves de l'utilisation par la blastula des ARN messagers maternels sont fondées soit sur des observations, soit sur des expériences effectuées dans divers groupes de Vertébrés et d'Invertébrés.

Expériences d'énucléation. De telles expériences peuvent être réalisées mécaniquement (par centrifugation ou par extirpation manuelle) ou chimiquement (par l'injection à l'œuf fécondé d'un poison : l'actinomycine, qui empêche la transcription de l'ADN en ARN_m et, par conséquent, l'expression de l'information contenue dans le noyau de fécondation).

— *Énucléation mécanique*. Dès 1936, Harvey a obtenu par centrifugation des œufs d'oursin anucléés, capables de se développer en une sorte de blastula avec cloisons et sans noyaux. Chez la grenouille, l'énucléation par extirpation manuelle a été réalisée en 1951 (Briggs et King); des pseudo-blastulas sont également obtenues. Reprise par Malincinski, en 1972, cette technique, corrélativement à une analyse des protéines solubles de la blastula, a permis de préciser que l'énucléation ne perturbe pas les synthèses protéiques jusqu'au stade blastula moyenne.

— *Énucléation chimique*. Le matériel le plus favorable est encore l'œuf d'oursin *(Paracentrotus lividus)*. L'actinomycine D est administrée à des moments et pendant des durées variables. Les œufs traités sont toujours capables de se développer en blastulas en l'absence des ARN messagers propres à l'embryon, et cela même si la drogue est donnée dès le début de la segmentation (fig. 7).

Mode d'action du gène senestre chez la limnée (Gastéropode d'eau douce). Dans cette espèce, un gène conditionne le déroulement de la segmentation. L'allèle senestre (se) détermine une inclinaison vers la gauche des fuseaux mitotiques du troisième cycle de division, et l'allèle dextre (de) détermine leur inclinaison vers la droite. Corrélativement, les coquilles des adultes sont des hélices enroulées vers la gauche ou vers la droite. L'allèle (de) est dominant par rapport à l'allèle (se). Cependant, on a pu observer que le phénotype d'un individu ne dépend pas de son propre génotype mais de celui de sa mère. Ce phénomène remarquable peut s'expliquer si l'on considère que le gène codant pour l'orientation du fuseau est transcrit en ARN messager pendant l'ovogenèse. Seul cet ARN messager maternel est traduit dans la jeune blastula, le génome propre à l'embryon restant muet.

Synthèses protéiques effectuées à partir des ARN messagers maternels stockés. Si la segmentation est possible quand on traite le germe à l'actinomycine D, elle s'arrête presque immédiatement quand on le traite à la puromycine (inhibiteur de la phase de traduction des synthèses protéiques). En général, une seule division cellulaire est possible. Ces deux types d'expériences prouvent que des protéines sont synthétisées dès le début de la segmentation. Pendant les premières heures du développement, la *tubuline* et les *histones* sont ainsi élaborées grâce aux ARN messagers maternels.

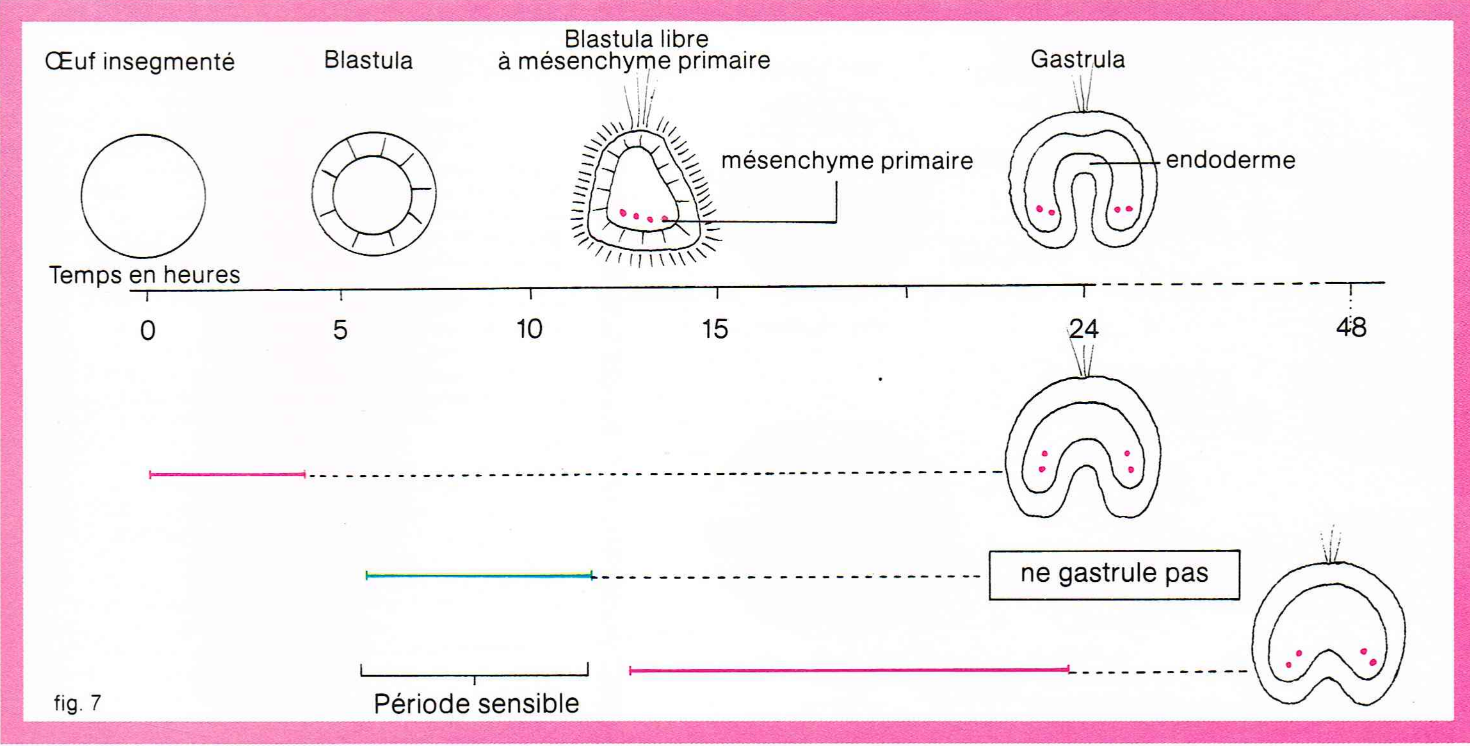
La mise en œuvre du génome propre de la blastula au cours de la segmentation

Les expériences d'énucléation permettent seulement d'obtenir des blastulas léthales; la mise en place des feuillets ne peut se faire. Les expériences d'énucléation chimique permettent de préciser qu'il existe une *période sensible* de la segmentation pendant laquelle le germe ne peut recevoir impunément la drogue. Il apparaît donc que l'étape de transcription devient nécessaire aux synthèses de la blastula; celle-ci se met à fonctionner suivant ses propres plans. Les preuves du déclenchement de l'activité de synthèse hétérocatalytique de l'ADN des noyaux blastuléens sont les mises en évidence des *synthèses d'ARN* et des *synthèses des nouvelles protéines*.

Les synthèses d'ARN

Dès le début du développement chez l'oursin, il doit se produire une synthèse d'histones et de tubuline, étant donné le rythme accéléré des cycles mitotiques. Les réserves d'ARN messagers correspondantes, élaborées pendant l'ovogenèse, sont insuffisantes pour couvrir les besoins du germe. Aussi y a-t-il, dès les premières heures, synthèse des ARN messagers d'histones et de tubuline.

Chez le xénope, la synthèse d'ARN messager, presque nulle pendant les premières heures du développement, s'accroît brusquement au stade blastula. L'ARN synthétisé est spécifique de cette phase du développement. En effet, d'une part les séquences nucléotidiques de cet ARN ne sont pas identiques à celles des ARN messagers de l'œuf et, d'autre part, une partie de ces molécules néoformées ont déjà disparu quand débutent les mouvements de la gastrulation. Ces ARN nouvellement syn-



Richard Colin

▲ *Représentation schématique des effets du traitement à l'actinomycine D sur le développement de l'œuf d'oursin; en rose, temps d'administration de la drogue.*

thétisés présentent des séquences différentes suivant que l'on considère un hémisphère ou l'autre de la blastula.

La synthèse de l'ARN de transfert chez l'Amphibien commence au stade blastula, tandis que chez l'oursin elle ne débute que pendant la gastrulation.

Chez les Amphibiens, la synthèse de l'ARN ribosomique (28 S +18 S) est quasiment nulle pendant la segmentation. Cette observation est en accord avec le fait que les nucléoles ne réapparaissent dans les embryons qu'au stade gastrula. Chez la plupart des Vertébrés et chez les Échinodermes, la synthèse d'ARN ribosomique commence pendant la gastrulation. Les Mammifères font exception : les gènes ribosomiques se mettent à fonctionner dès les premiers stades de segmentation (ce fait est probablement en rapport avec les faibles réserves de l'œuf).

Les synthèses de nouvelles protéines

Chez les Échinodermes, dès l'éclosion (blastula à mésenchyme primaire), apparaissent des protéines différentes de celles de l'œuf et qui semblent essentielles pour le déroulement de la gastrulation (travaux de Westin et coll. et de Ranzi et coll.). Le début de ces synthèses correspond à la période de sensibilité du germe vis-à-vis de l'actinomycine D. Cela implique que ces synthèses protéiques se font à partir d'ARN messagers néoformés. Des observations similaires ont été faites chez les Amphibiens.

En résumé, pendant les premières heures de la segmentation (chez les Amphibiens en particulier), certains ARN messagers définis, accumulés pendant l'ovogenèse, dirigent des synthèses protéiques directement en rapport avec les phénomènes de la division cellulaire. Cependant, l'essentiel des besoins protéiques liés aux duplications d'ADN, à l'agencement des fuseaux mitotiques et au dépôt de membranes est couvert par les réserves de l'œuf.

Pendant la phase tardive de la segmentation, les molécules nécessaires au déclenchement des phénomènes de gastrulation et de morphogenèse primaire s'accumulent. On peut penser qu'un certain nombre de gènes de structure du germe se mettent à fonctionner pour donner des ARN messagers propres à l'embryon. Si ceux-ci sont en présence, dans la cellule, d'un appareil de traduction immédiatement utilisable, des protéines nouvelles apparaissent.

En outre, certains des ARN messagers formés peuvent ne pas être traduits immédiatement; ils le seront à l'étape suivante, quand les synthèses d'ARN ribosomique auront largement repris.

Localisations cytoplasmiques de l'œuf

Les localisations cytoplasmiques de l'œuf en relation avec des ségrégations cellulaires pendant la segmentation

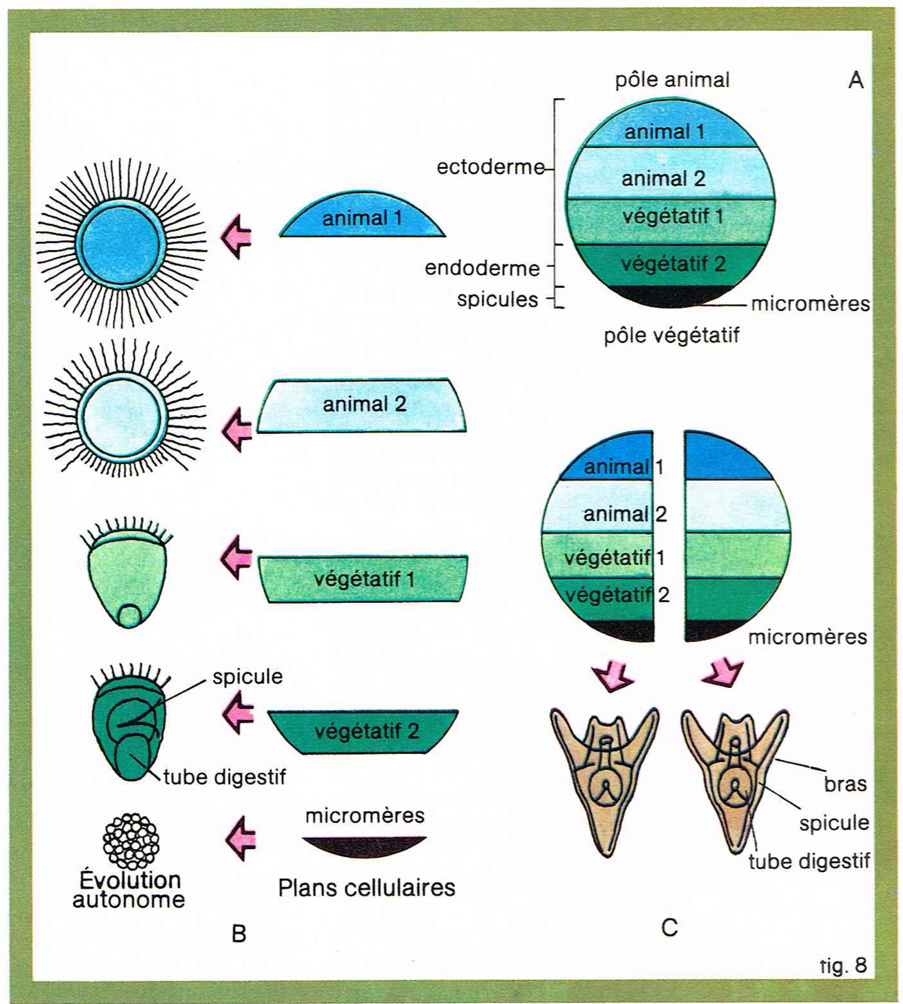
L'embryogenèse est une construction progressive. Peu à peu, chaque partie acquiert son originalité et devient complémentaire du reste, ceci à différents niveaux : le germe entier, les feuillets, les organes.

Le premier indice d'organisation observé est l'axe de polarité PA-PV. Le pôle animal marquera la région antérieure et le pôle végétatif la région postérieure de la future larve. Dans les ovocytes cette polarité se traduit dans les cas les plus simples par l'émission au PA des globules polaires. En passant en revue les modalités de la segmentation, nous avons signalé des inégalités dans la taille des blastomères. Ceci apparaît comme un indice d'organisation que nous avons rapporté à la distribution des inclusions vitellines dans l'œuf. Peu à peu, au cours de l'embryogenèse, des structures se dessinent. Ainsi apparaît en un point de la blastula d'Amphibien une encoche, lieu où débutent les mouvements d'invagination. Il est tentant de rechercher, quand se dessine une structure, si le lieu où elle apparaît correspond à un territoire donné du germe en segmentation ou même de l'œuf. Ces recherches de localisation ont été réalisées par les techniques suivantes : culture *in vitro* de territoires excisés de blastulas, sections pratiquées dans des morulas, séparation des blastomères de très jeunes stades de segmentation (stade 2, 4 blastomères), ablation de plages cytoplasmiques.

Culture *in vitro* de territoires excisés de blastulas

Ces travaux ont été réalisés chez les Amphibiens par Holtfreter (1938-1939). L'hémisphère végétatif d'une blastula âgée (stade encoche dorsale du blastopore) est découpé en petits fragments. Ceux-ci sont cultivés *in vitro*. Les explants se différencient en épithélium intestinal, foie, pancréas, suivant le lieu exact de prélèvement. La calotte végétative apparaît donc comme une mosaïque de territoires dont le devenir est fixé. Pendant les premières heures de la culture, les explants prélevés au niveau de la lèvre dorsale de l'encoche sont affectés de mouvements cellulaires similaires à ceux observés sur le germe entier.

Des explants prélevés au niveau cordal se différencient en corde. Dans ce cas, le devenir du territoire est fixé d'une manière moins rigoureuse que dans le cas de l'endoderme ; en effet, des associations chimériques tissulaires (corde, somite) peuvent être observées.



Richard Colin

▲ *Sections pratiquées dans une morula d'oursin; A, les 5 plans latitudinaux de blastomères de la morula; B, évolution de chacun des plans isolés expérimentalement; C, clivage méridien de la blastula; évolution de chaque moitié méridienne.*
▼ *Séparation des deux premiers blastomères chez le triton.*

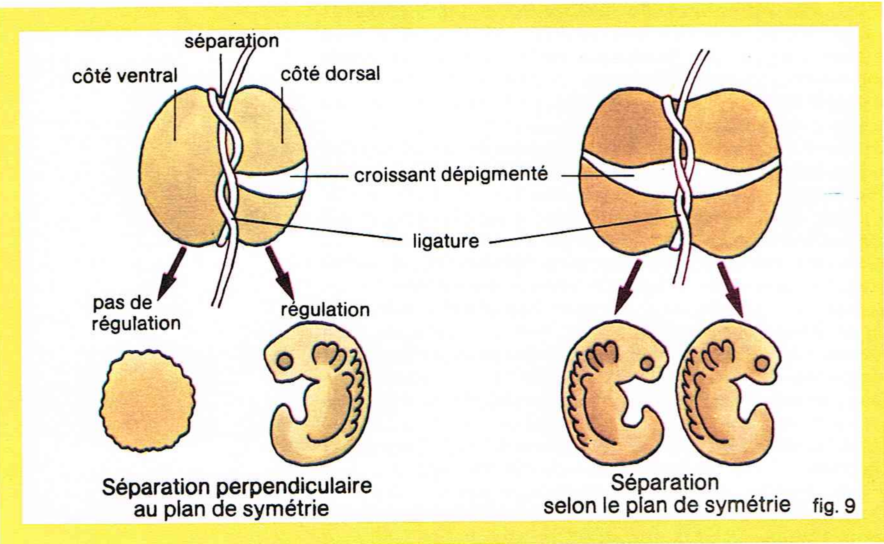
Sections pratiquées dans une morula

Une morula d'oursin de 64 cellules comporte cinq plans latitudinaux de blastomères. Chacun d'eux peut être isolé et mis en élevage (Horstadius, 1949-1950).

Le plan an_1 donne une blastula qui ne peut dépasser ce stade d'organisation. Les longs cils caractéristiques de la touffe apicale s'étendent sur toute sa surface.

Le plan $vég_2$ se développe en une blastula très peu ciliée (cils courts). Les mouvements de la gastrulation se déroulent. Un archentéron monstrueusement développé se forme.

L'élevage des fragments intermédiaires permet d'obtenir toute une gamme de monstruosités.



Richard Colin

Au stade 64 blastomères, les différents plans du germe ne sont donc pas équivalents (fig. 8).

Séparation de blastomères

L'expérience de séparation des deux premiers blastomères par étranglement a été analysée chez le triton, *Triturus toeniatus* (Spemann, 1900-1903). Une boucle de cheveu fin est glissée au niveau du premier sillon de segmentation et progressivement serrée (fig. 9). Si le premier sillon de segmentation est perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale, c'est-à-dire si le croissant dépigmenté est tout entier contenu dans un blastomère, les deux cellules isolées évoluent différemment. Seul le blastomère contenant le croissant dépigmenté donne un embryon normalement constitué. Le blastomère ventral se développe en une blastula léthale.

Chez le ver *Tubifex rivulorum (Spiralia)* la segmentation est fortement inégale. Au stade 4 blastomères, le germe présente 3 blastomères à peu près égaux (A-B-C) et un volumineux blastomère D. Ils peuvent être isolés et élevés. Seul D évolue en un embryon de taille réduite mais normal. Une relation entre l'excédent de cytoplasme de D et sa capacité organisatrice a été prouvée. Grâce à des artifices (température élevée, déficience en oxygène), le premier sillon de segmentation peut être méridien. On peut admettre que, dans ces conditions, l'excédent de cytoplasme est également réparti entre les blastomères AB et CD. L'embryon issu d'un tel germe est un monstre présentant deux massifs mésodermiques. Cette expérience met en valeur le rôle éminent d'un composant cytoplasmique dans l'organisation du germe.

Ablation de plages cytoplasmiques

Chez le dentale (Mollusque), la segmentation spirale présente une particularité. Quand le premier clivage va se produire, une partie du cytoplasme de la région végétative fait extrusion et s'isole partiellement de l'œuf pour former un *lobe polaire*. Quand la première division s'achève, le matériel du lobe polaire se rétracte dans le blastomère CD. Il est possible de sectionner le lobe polaire (Wilson, 1904), et l'œuf poursuit son développement malgré cette ablation. Toutefois, la larve obtenue présente de graves déficiences des organes dérivés du mésoderme. Le lobe polaire constitue donc une initiale rigoureusement fixée du mésoderme.

Chez le xénope (Amphibien Anoure), de petits fragments de cortex peuvent être prélevés soit sur un œuf insegmenté, soit sur un très jeune stade de segmentation (Curtis, 1962). Si le cortex du croissant gris d'un œuf fécondé insegmenté est excisé, celui-ci se segmentera mais donnera une blastula léthale incapable de gastruler. Si un fragment de croissant gris prélevé sur un stade 8 blastomères est greffé sur la face ventrale d'un œuf insegmenté, le germe évolue et deux encoches blastoporales se formeront. Donc le cortex du croissant gris représente une plage qui donnera de façon irrévocable un territoire cellularisé, capable de s'invaginer le moment venu.

Dans tous les exemples qui viennent d'être cités, les territoires cellularisés ou bien les fragments cytoplasmiques de blastomères ou d'œuf ont un devenir qui est irrévocablement fixé. On dit qu'ils sont *déterminés*. Il est plausible de rapporter cette *détermination* à la présence dans le cytoplasme de l'œuf de diverses molécules « morphogénétiques » réparties de manière précise selon les régions. Au cours de la segmentation, ces molécules seraient incorporées, *in situ*, dans les noyaux du germe. Là, elles seraient capables d'activer des portions spécifiques du génome, portions transcrites en ARN messagers également spécifiques. Les substances « morphogénétiques » seraient mises en place dans l'ovocyte maternel par l'activité du génome propre à l'ovocyte et accessoirement par l'activité synthétique du génome d'autres cellules de l'organisme maternel.

Les germes de certains Invertébrés et Procordés sont caractérisés par la précocité de la détermination de tous leurs territoires. Au contraire, chez d'autres organismes, en particulier chez les Vertébrés, seuls quelques territoires privilégiés se déterminent pendant la segmentation : l'endoderme, la lèvre dorsale du blastopore. Dans ce dernier cas, au cours des étapes suivantes du développement, l'embryon deviendra également un ensemble de territoires déterminés. Ces déterminations se feront par le jeu de stimulations issues des massifs cellulaires précocement déterminés.

La régulation

Chez l'oursin, le premier plan de segmentation est méridien. Au stade 2 blastomères, si les germes sont secoués (Driesch, 1891), les blastomères se séparent, s'arrondissent et chacun donne en fin de développement une larve morphologiquement normale mais naine. *Chaque moitié méridienne a fourni plus que sa prestation normale : on dit qu'il y a eu régulation.* En d'autres termes, la régulation est le processus par lequel un système embryonnaire partiel tend à réaliser les capacités morphogénétiques du germe entier.

La régulation telle que nous venons de la définir est dite des *déficiences.*

Inversement, deux systèmes embryonnaires complets peuvent être fusionnés en un système unitaire : on parlera dans ce cas de *régulation des excédents.* Chez l'oursin, en respectant la polarité PA-PV des deux œufs, deux germes ont pu être fusionnés. Une larve géante est alors obtenue (Driesch, 1900).

Ces phénomènes se rapportent à des œufs à organisation simple, *clivés parallèlement à leur axe PA-PV.* Si la section est réalisée perpendiculairement à cet axe, il n'y a plus régulation.

Les phénomènes de régulation chez les Vertébrés

A condition de respecter certaines orientations, les expériences de régulation peuvent être reproduites chez les Vertébrés.

Les Amphibiens

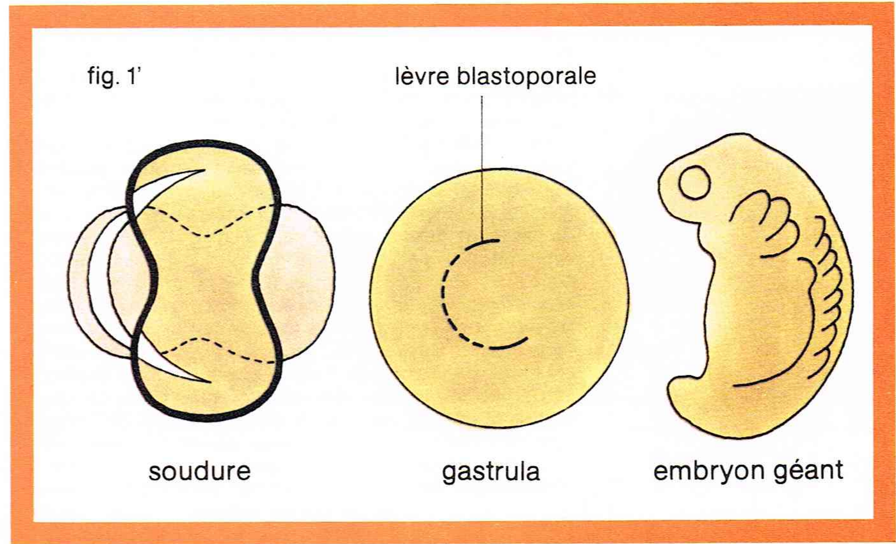
Dans le cas où le premier sillon de segmentation correspond au plan de symétrie bilatérale de l'œuf (autrement dit, passe par le milieu du croissant dépigmenté), la séparation des deux premiers blastomères du triton *Triturus toeniatus* est suivie de la formation de deux gastrulas, puis de deux larves normales mais naines. La fusion de deux germes au stade 2 blastomères est rendue possible par la forme en haltère que prend l'œuf dépourvu de sa gangue et de son chorion au moment du premier clivage. Les deux germes sont disposés en croix et comprimés légèrement (fig. 1') [Mangold et Seidel, 1927]. Plusieurs dispositions des croissants dépigmentés sont possibles. Quand ceux-ci sont disposés en continuité, une seule encoche du blastopore se forme, un seul embryon géant s'organise.

Ces expériences de régulation correspondent à un remaniement fondamental des structures du croissant gris. Dans une expérience de ligature, Dalcq et Dollander (1948) ont tatoué le milieu du croissant gris par un colorant vital. Pour chacune des blastulas sœurs, l'encoche dorsale du blastopore ne se dessine pas au niveau de la marque colorée, mais en un point correspondant au centre de la moitié de croissant dépigmenté dont chaque fragment a hérité.

Les Oiseaux

L'ampleur des phénomènes de régulation est considérable. Les germes peuvent en principe être clivés pendant toute la période de segmentation. Si les sections sont opérées très tardivement, les cas de monstruosités deviennent fréquents, la régulation étant alors incomplète.

La fissuration du blastoderme (Lutz) est très simple à réaliser sur l'œuf non incubé. Le germe est mis à nu par



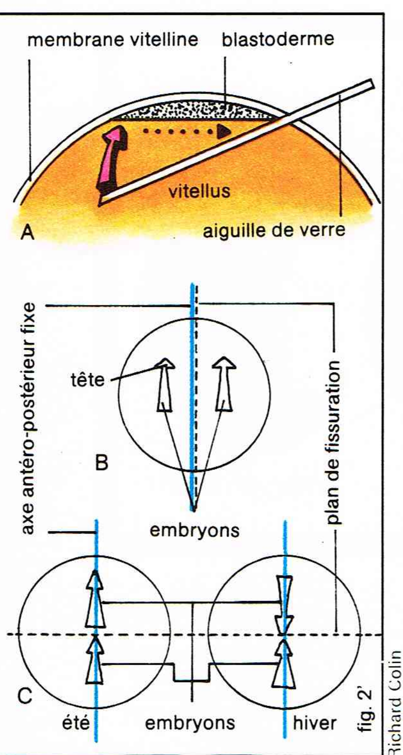
Richard Colin

▲ ***Représentation schématique de la fusion de deux germes chez le triton, au stade 2 blastomères ; quand les croissants dépigmentés des deux germes sont en continuité, il y a formation d'un seul embryon géant.***

▼ ***Un exemple de régulation chez la cane : des fissurations multiples ont entraîné la formation d'un embryon présentant seulement une atrophie céphalique (à droite sur la photo) et d'un monstre double à deux troncs (à gauche sur la photo).***



D. Huchon



▲ *A gauche, expérience de fissuration du blastoderme chez l'œuf de poule non incubé : A, schéma de l'opération; B, fissuration parallèle à l'axe; C, fissuration perpendiculaire à l'axe. A droite, gastrulation chez l'oursin : l'archentéron est visible.*

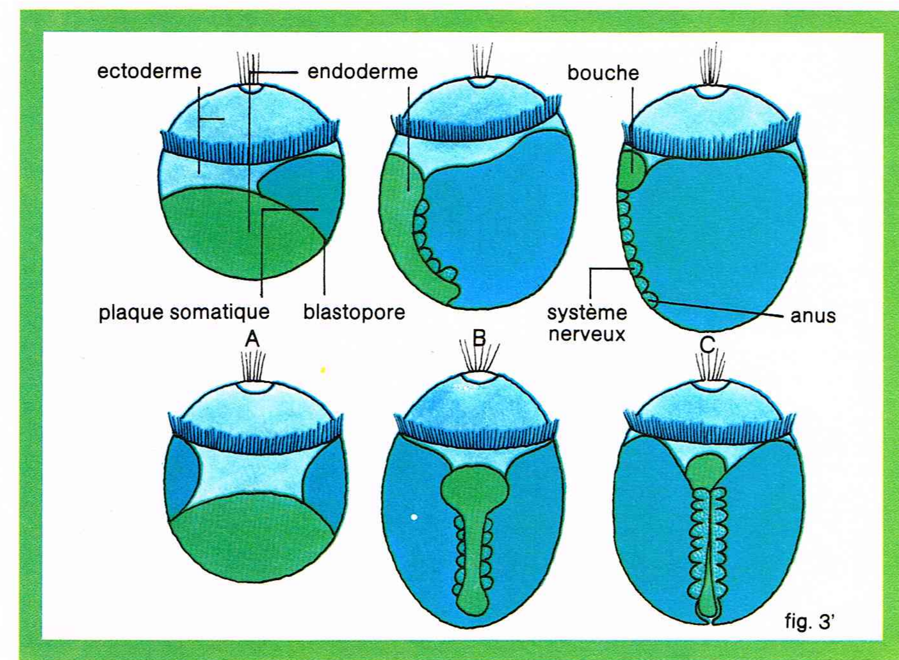
ouverture d'une fenêtre dans la coquille. Une aiguille de verre noir est enfoncée dans le jaune sous le blastoderme, puis relevée pour entrer en contact avec la membrane vitelline et retirée. Le frottement de l'aiguille sous la membrane vitelline coupe le blastoderme en deux fragments. L'œuf est refermé à l'aide d'un morceau de ruban adhésif et mis à incuber. Au stade auquel l'opération est pratiquée, la direction de l'axe antéro-postérieur est fixée. Si la fissuration est pratiquée parallèlement à celui-ci, les embryons obtenus sont disposés l'un à côté de l'autre et dans le même sens (fig. 2'). Si la fissuration est pratiquée perpendiculairement à cet axe, deux cas sont observés. Quand l'opération est pratiquée en été, le sens céphalo-caudal est fixé au moment de la fissuration : les embryons sont disposés dans le prolongement l'un de l'autre tête contre queue. Mais si l'opération est réalisée en hiver, les embryons sont disposés dans le prolongement l'un de l'autre tête contre tête; c'est l'embryon issu de la portion postérieure du blastoderme qui présente une orientation normale. Cette disposition particulière peut être rapportée au fait que le développement du blastoderme est alors peu avancé; l'*entophylle* n'est pas mis en place et, de ce fait, la polarité céphalo-caudale n'est pas fixée tout au long de l'axe antéro-postérieur.

Par fissurations multiples, Lutz a pu obtenir jusqu'à six embryons. Dans tous les cas, le développement ne peut être mené au-delà de quatre à cinq jours d'incubation. Des fissurations incomplètes déterminent la formation de monstres doubles : soit à deux têtes, c'est-à-dire en y, soit à deux troncs, c'est-à-dire en λ.

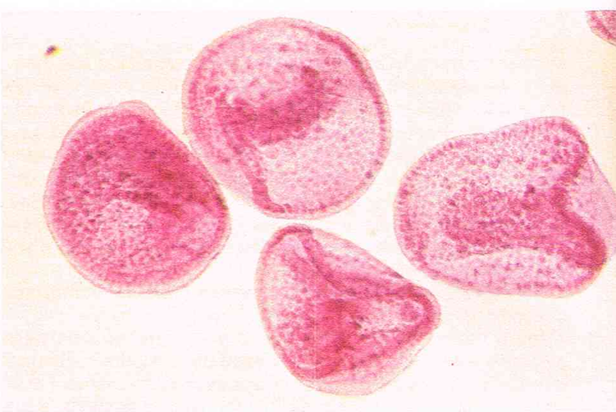
Les Mammifères

Les phénomènes de polyembryonnie spontanée sont une preuve du pouvoir régulateur étendu de l'œuf. Dans le cas des tatous, la polyembryonnie est la règle. Chaque œuf donne toujours quatre ou huit jeunes par fissuration du disque embryonnaire. Chez l'homme, les jumeaux vrais (de même sexe et se ressemblant parfaitement) proviennent d'un seul œuf fécondé. Ce ne sont pas les deux premiers blastomères qui se séparent. La fissuration se produit plus tardivement, comme le suggèrent les faits suivants. Les vrais jumeaux ont fréquemment une annexe embryonnaire en commun, l'*amnios;* celle-ci s'était donc organisée avant la section. Certains jumeaux présentent une disposition de leurs traits en miroir car la fissuration s'est produite après que le plan de symétrie bilatérale fut fixé. Le dédoublement peut parfois être incomplet. Il se forme alors des monstres doubles (jumeaux siamois) unis par la région fessière, le thorax, la tête, etc.

Expérimentalement, la destruction d'un des deux premiers blastomères a été réalisée par piqûre chez la ratte (Nicholas et Hall, 1942). Les germes au stade 2 blastomères sont recueillis par lavage de la trompe utérine avec



Richard Colin



C. Bevilacqua - S. Prato

du liquide physiologique stérile. L'opération est réalisée *in vitro*. Le blastomère intact est réimplanté dans la trompe utérine d'une femelle receveuse préparée à la gestation par traitement hormonal. Dans les meilleurs cas, le germe peut se développer et donner un individu viable normal. A partir d'un seul des quatre premiers blastomères, on n'obtient qu'un blastocyste léthal.

Des expériences similaires ont été effectuées chez la lapine et la souris. La fusion de deux germes peut être réalisée soit au stade 2 blastomères, soit à des stades plus âgés (jusqu'au stade 32 blastomères). Des morulas de souris, débarrassées de toutes membranes, sont comprimées l'une contre l'autre et fusionnent en une morula géante (Tarkowski, Mintz). Le germe est introduit dans l'utérus d'une souris receveuse préparée à cet effet. De tels germes sont des chimères. En effet, les cellules assemblées présentent des constitutions génétiques différentes. Par cette technique, des centaines de souris chimères viables ont été obtenues. Les auteurs ont utilisé comme marqueur génétique la coloration du pelage; le chimérisme se traduit alors par l'aspect tigré de la livrée. Quelques cas d'hermaphrodisme ont été relevés qui correspondent à des associations hétérosexuées. On admet que des fusions d'œufs peuvent très exceptionnellement se produire spontanément dans l'espèce humaine.

Les phénomènes de régulation que nous venons de décrire se situent à l'échelle du germe entier. Nous avons précisé que certaines conditions doivent être respectées pour qu'il y ait régulation. Dans le cas d'œufs d'oursin, les sections doivent être méridiennes, dans celui des œufs d'Amphibien il faut, de plus, que la localisation cytoplasmique du croissant gris soit intéressée par la section. Chez les Amphibiens, au stade de la blastula âgée (stade de l'encoche dorsale du blastopore), le territoire endodermique et la lèvre dorsale du blastopore sont déterminés, bien que le germe tout entier soit capable de régulation. Ce fait est prouvé par une expérience de Spemann (1918). Une blastula âgée de triton est sectionnée selon le plan de symétrie bilatérale. On inverse l'une des moitiés par rotation de 180° par rapport à l'autre, ensuite on accole ces deux demi-blastulas. La cicatrisation se fait, et deux embryons soudés dos à dos s'organisent.

A plusieurs reprises, il a été mentionné que le pouvoir régulateur du germe diminuait au fur et à mesure de son vieillissement. Pendant les phases suivantes de l'embryogenèse les phénomènes de régulation seront nuls à l'échelle de l'embryon entier, mais ils joueront encore un rôle important à l'échelle des ébauches d'organes.

Gastrulation et morphogenèse primaire

Modalités

Nous avons mentionné un certain nombre de mouvements à propos de la gastrulation du pleurodèle : invagination, épibolie, élongation, convergence, divergence, qui concourent à la mise en place des feuillets. L'importance relative de ces mouvements dans les phénomènes de gastrulation et morphogenèse primaire varie selon les groupes zoologiques.

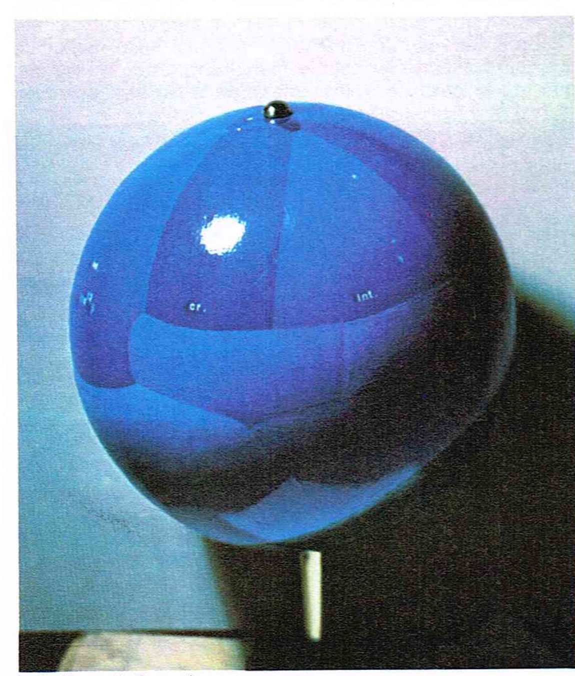
Les Échinodermes (oursin)

Gastrulation. La blastula d'oursin est caractérisée par un vaste blastocèle. La gastrulation se réalise par un mouvement essentiel d'*invagination*. La blastula, constituée d'environ un millier de cellules, s'aplatit dans la région du pôle végétatif. Un certain nombre de petites cellules (40 à 60) dérivant des micromères migrent dans le blastocèle et constituent le mésenchyme primaire. Immédiatement après se produit l'invagination d'une grande partie de l'hémisphère végétatif (les cellules dérivées du plan $vég_2$). Le cul-de-sac ainsi obtenu est l'archentéron. Il s'ouvre à l'extérieur par le blastopore.

Formation des vésicules cœlomiques. La gastrula s'aplatit d'un côté et acquiert une symétrie bilatérale. Quand la phase d'invagination s'achève, l'extrémité antérieure de l'archentéron bourgeonne deux évaginations, ébauches des vésicules cœlomiques. L'ensemble, mésenchyme primaire-vésicules cœlomiques (mésenchyme secondaire), constitue le feuillet moyen. Les vésicules se détachent; l'extrémité antérieure de l'archentéron se recourbe vers la face aplatie jusqu'à entrer en contact avec le feuillet ectodermique. C'est à ce niveau que la bouche se perce. En même temps, le tube digestif se subdivise par des étranglements circulaires en trois secteurs : l'œsophage, l'estomac et l'intestin. La larve acquiert des prolongements membranaires ciliés et des bras soutenus par un squelette calcaire édifié à partir du mésenchyme primaire. C'est la larve *pluteus*, typique des oursins, que l'on observe 48 h après la ponte à la température ordinaire.

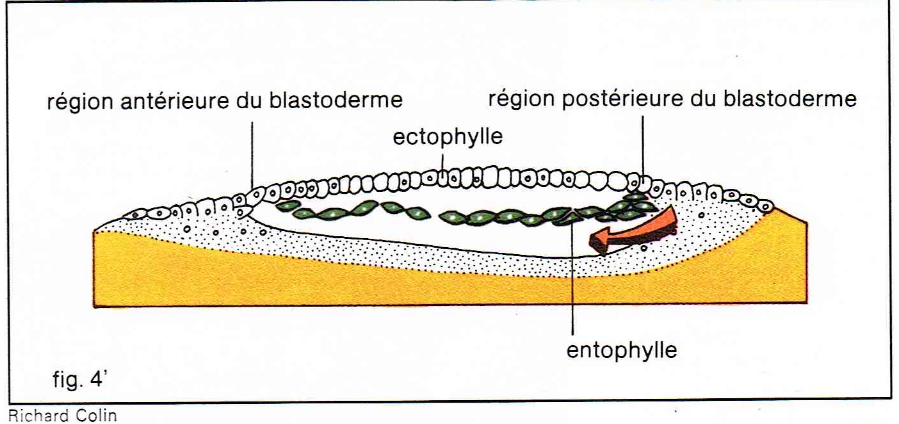
Les Annélides (Spiralia)

La blastula est, dans la majorité des cas, pratiquement dépourvue de blastocèle. La mise en place des trois feuillets est obtenue par le processus d'*épibolie*. Nous avons déjà parlé de l'intérêt présenté par ce groupe à propos de la notion de détermination. Les différentes parties de la blastula ont un devenir *fixé*, et on peut établir une carte des *ébauches embryonnaires*. La rosette donnera naissance à une plaque cellulaire épaissie portant une touffe de cils. La croix est à l'origine du système nerveux. Les blastomères situés entre les branches de la croix donneront l'ectoderme céphalique. Les cellules de la zone équatoriale donneront la couronne ciliée (organe locomoteur de la larve). Le blastomère 2d a un rôle tout à fait spécial. Ses divisions ne sont pas spirales mais bilatérales et donnent un groupe cellulaire appelé *plaque somatique*. Celle-ci est à l'origine de l'ectoderme du tronc de l'adulte. Le blastomère 4d est à l'origine du mésoderme. Les micromères 4a, 4b, 4c ainsi que les quatre macromères 4A, 4B, 4C, 4D forment un ensemble de sept grosses cellules qui représentent l'ébauche de l'endoderme.

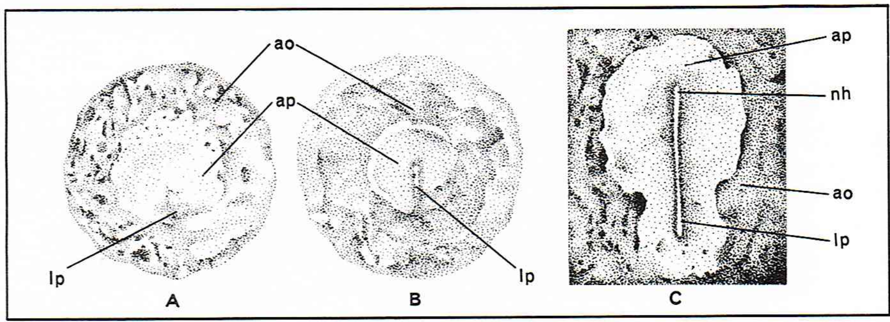


L. Gallien - J. Desrosiers

◄ *Carte des ébauches embryonnaires d'un germe de* **Spiralia** *(Annélides) vue de profil. Le territoire ectodermique est représenté en bleu. On peut y reconnaître la croix (cr), dont les bras sont séparés par les cellules intermédiaires (int), et en bas à gauche, la plaque somatique. Le territoire endodermique est coloré en vert.*



Richard Colin



I.G.D.A.

▲ *En haut, formation du germe diblastique de poulet. En bas, trois stades de la formation de la ligne primitive à partir de l'ectophylle, chez le poulet : ao, aire opaque; ap, aire pellucide; lp, ligne primitive; nh, nœud de Hensen.*

Les éléments de la plaque somatique s'étendent et recouvrent peu à peu les cellules endodermiques (phénomène d'épibolie). Le bord libre de la plaque constitue le blastopore. Il se rétrécit et se réduit à une fente longitudinale dont les bords se soudent dans la région médiane. L'extrémité antérieure de cette fente devient la bouche, l'extrémité postérieure l'anus. Plus tard, la masse endodermique compacte se creuse d'une cavité digestive. La larve typique des Annélides est la larve *trochophore*. En forme de toupie, elle porte un appareil ciliaire caractéristique : bandelette orale et touffe apicale.

◄ *Page ci-contre, en bas, schéma montrant l'extension de la plaque somatique, l'évolution du blastopore, la formation de la bouche, de l'anus et du système nerveux, chez les Annélides Polychètes. En haut, les embryons sont représentés de profil, et en bas, en vue orale.*

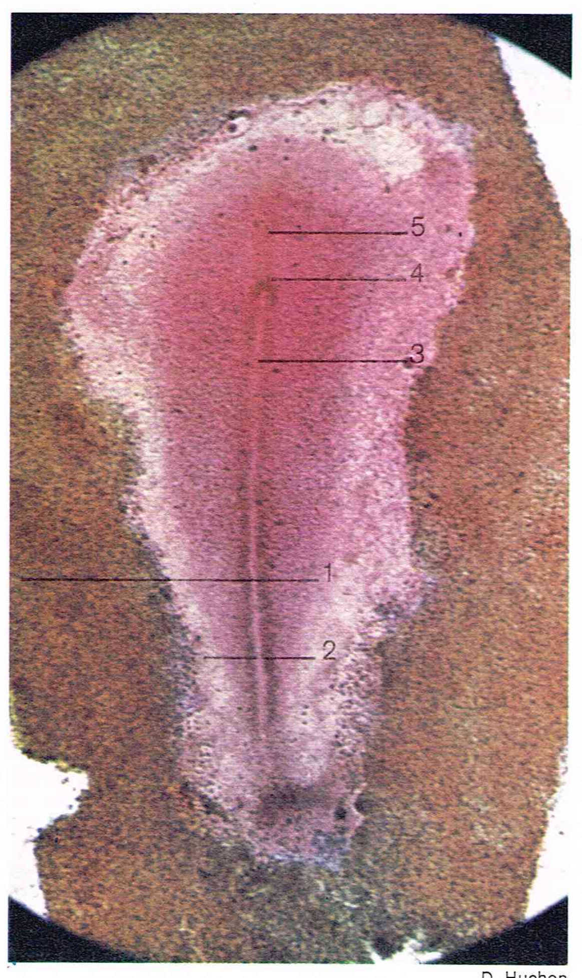
Les Oiseaux (poulet)

Mise en place des trois feuillets. Peu avant la ponte, le blastoderme se transforme en un germe diblastique. La couche cellulaire superficielle est appelée *ectophylle*, la couche interne *entophylle*. Ces deux termes ont été choisis afin de ne pas anticiper sur le devenir de ces feuillets. L'entophylle provient essentiellement d'une croissance centripète de la face interne de la zone marginale du blastoderme. Cette prolifération est plus active dans la région postérieure.

A la ponte, l'œuf de poule doit être mis à incuber pour poursuivre son développement. Les phases de la gastrulation peuvent être suivies en examinant le blastoderme par la face supérieure dorsale. Dès les premières heures d'incubation, un épaississement de l'ectophylle dans la zone postérieure se dessine, puis s'allonge vers l'avant et enfin se creuse d'un sillon longitudinal : la *ligne primitive*. L'extrémité antérieure compacte du sillon est le *nœud de Hensen*. Après 16 à 20 heures d'incubation, si les blastodermes sont observés par transparence, on distingue sous l'ectophylle : l'ébauche de la corde dorsale *(prolongement céphalique)*, amas cellulaire dense, axial, situé en avant de la ligne primitive, et une nappe cellulaire mince (mésoderme), de part et d'autre du prolongement céphalique et de la ligne primitive.

L'analyse de la gastrulation a été rendue possible par l'interprétation de coupes transversales et longitudinales de blastoderme et par la réalisation d'une carte des territoires présomptifs. Cette carte a été établie par Pasteels. Pour cet auteur, l'entophylle représente la source de tout l'endoderme. Des travaux récents ont montré que l'entophylle est seulement à l'origine de l'endoderme extra-embryonnaire. Chez les Oiseaux, en effet, une grande partie du blastoderme est à l'origine d'organes transitoires extérieurs à l'embryon, permettant à celui-ci de réaliser au sein du système clos que constitue « l'œuf » un milieu aquatique où l'embryon est logé et d'utiliser

▶ *Gastrulation chez un embryon de poulet ayant 18 heures d'incubation : 1, aire opaque; 2, aire pellucide; 3, ligne primitive; 4, nœud de Hensen; 5, prolongement céphalique.*



D. Huchon

▶ *Page ci-contre, au milieu, gastrulation chez l'Amphibien : A, section de gastrula âgée, montrant les cellules en forme de bouteille, bordant le blastopore; B, aspect ultrastructural de la zone apicale des cellules en bouteille.*

▶ *Page ci-contre en bas, neurulation chez l'Amphibien : A, coupe transversale au stade de la plaque neurale; B, coupe transversale au stade de la gouttière neurale.*

les réserves vitellines non incluses dans les cellules de l'appareil digestif. L'endoderme embryonnaire provient de cellules de l'ectophylle, mais le territoire présomptif n'est pas délimité avec précision.

Les mouvements principaux mis en œuvre pendant la gastrulation sont, pour le feuillet superficiel, la convergence en direction de la ligne primitive et, au niveau de celle-ci, une *immigration* en profondeur *cellule à cellule*; pour les feuillets profonds, une élongation et une divergence. La ligne primitive est l'équivalent du blastopore des Amphibiens. Les cellules de l'endoderme embryonnaire migrent au niveau de sa partie antérieure (Nicolet, 1970), et, après leur arrivée en profondeur, refoulent sur les côtés les cellules de l'entophylle en prenant leur place. Les cellules mésodermiques passent en profondeur tout au long de la ligne primitive, puis le feuillet mésodermique se glisse entre l'endoderme et l'ectoderme. De l'avant vers l'arrière migrent : les cellules du mésoderme cordal, somitique, latéral et extra-embryonnaire. En avant du nœud de Hensen, le germe est typiquement tridermique. Bien qu'aplati et dépourvu de cavité archentérique, il représente une gastrula.

Neurulation. Elle s'amorce en avant de la ligne primitive avant même que tout le territoire de mésoderme extra-embryonnaire soit mis en place. En effet, après 20-21 heures d'incubation, les plis neuraux se dessinent. Dans les heures qui suivent, ils convergent, puis se soudent en débutant par la région du cerveau moyen. Le cerveau antérieur est encore ouvert. De même, vers l'arrière, la plaque neurale est ouverte à partir du niveau des premières somites.

Les Mammifères

Les phénomènes de gastrulation et de neurulation présentent de grandes analogies avec ceux que nous venons de décrire à propos des Oiseaux. Mais ils sont relativement tardifs dans l'embryogenèse et interviennent quand les annexes embryonnaires ont déjà commencé à s'organiser. Pour cette raison nous les décrirons dans le dernier chapitre, à propos du développement de l'homme.

Mécanisme des mouvements morphogénétiques

Les mouvements morphogénétiques se réalisent par des modifications de la forme des cellules. Il s'agit de changements de forme ressemblant aux mouvements amiboïdes, mais coordonnés du fait que les cellules sont reliées entre elles par une membrane basale. Les moyens de l'analyse expérimentale sont l'altération chimique de la membrane basale des cellules, la culture de fragments isolés ou associés de diverses manières et la microscopie électronique. Quelques exemples permettront de mieux comprendre ces mécanismes.

Les mouvements de la gastrulation chez l'oursin

Les forces de la gastrulation sont confinées dans la zone du pôle végétatif. Le mouvement essentiel est une invagination des cellules de la calotte végétative. Ce mouvement est préparé par l'activité des cellules dérivant des micromères.

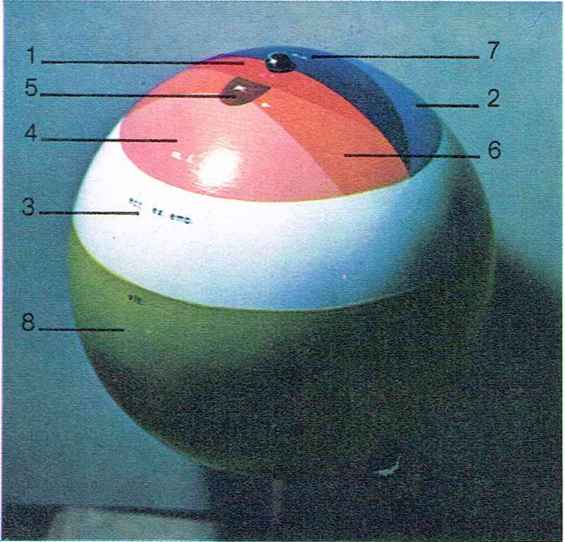
Au cours de la phase initiale préparatoire, les micromères deviennent actifs; leur cytoplasme est agité de pulsations. Ils se détachent de la membrane basale du germe et se meuvent vers le blastocèle. Pendant cette période, les grosses cellules de la calotte végétative ne manifestent pas le moindre signe d'invagination. Quand la migration des micromères est achevée, les cellules issues de l'étage $vég_2$ et localisées au pôle prennent une forme en poire. Des pulsations internes les agitent, elles s'arrondissent, et, de ce fait, leur cohésion diminue. Cette plage de cellules arrondies est entourée d'un anneau de blastomères fortement liés à la membrane basale. Cette disposition crée des tensions mécaniques propres à provoquer l'invagination (Gustafson, 1967). Une petite ampoule plus ou moins sphérique se forme ainsi à l'intérieur du germe au niveau du pôle végétatif. La formation de l'ampoule est liée à la présence des micromères à l'intérieur du blastocèle. En effet, si quelques micromères sont transplantés dans la moitié animale d'une jeune blastula, une invagination supplémentaire apparaît au site de la greffe. En plus de leur rôle de cellules mères des spicules, ils contiennent donc un agent activant entraînant le processus d'invagination.

Les mouvements requis au cours de la dernière étape de la gastrulation sont d'un type très différent. Les cellules apicales de l'ampoule archentérique émettent des pseudopodes qui s'attachent à la paroi externe antérieure de la gastrula, là où la bouche se percera ultérieurement. Leur contraction tire l'extrémité du tube archentérique et fait progresser le processus d'invagination.

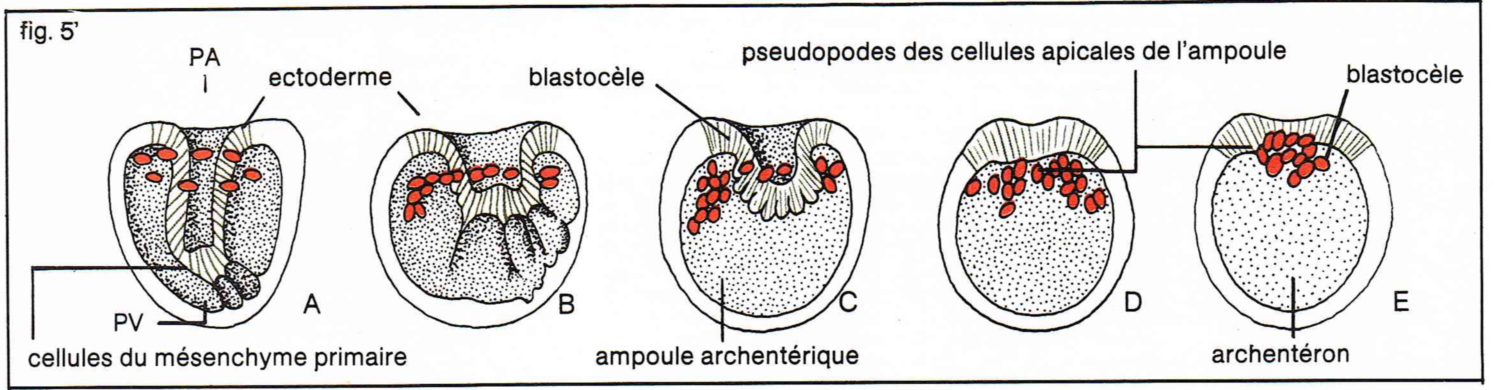
Mécanisme de la gastrulation chez les Amphibiens

L'essentiel des travaux réalisés à ce sujet est déjà ancien (Holtfreter, 1939-1944). L'auteur insiste sur l'importance d'une formation gélifiée extra-cellulaire qui rend solidaires les cellules périphériques de la blastula, puis de la gastrula. Cette formation a pu être observée

▶ *Carte des territoires présomptifs du germe de poulet : 1, corde; 2, ectoderme; 3, ectoderme extra-embryonnaire; 4, mésoderme latéral; 5, mésoderme précordal; 6, mésoderme somitique; 7, système nerveux; 8, vitellus.*



L. Gallien - J. Desrosiers

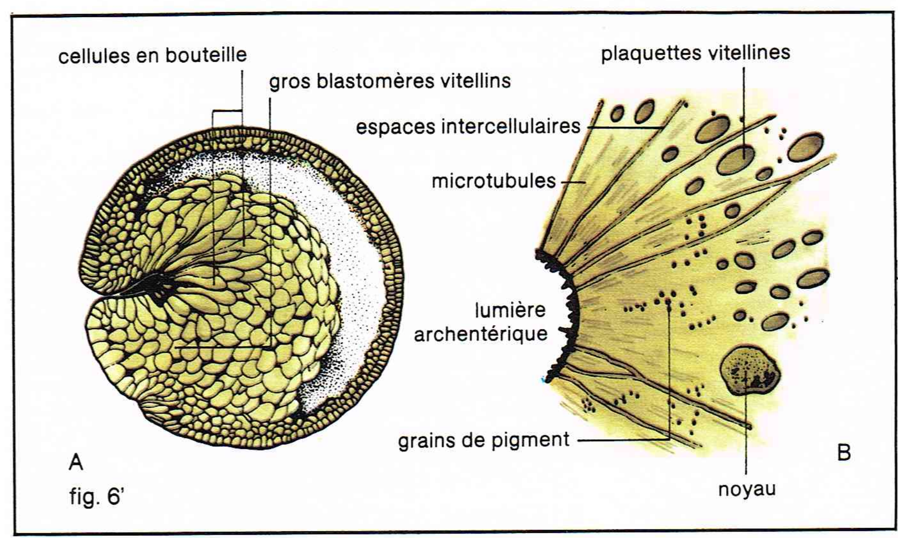


Richard Colin

beaucoup plus tard en microscopie électronique d'une part sur des œufs de xénope (Gingell, 1970), et d'autre part à l'extrémité effilée des cellules en bouteille de l'encoche dorsale du blastopore de la blastula de triton (Perry et Waddington, 1966). Les cellules internes des germes sont peu liées entre elles.

Juste avant le début de l'invagination, certaines cellules endodermiques de la lèvre dorsale du blastopore prennent une forme en poire, puis en bouteille. Le goulot des cellules en bouteille s'allonge et s'amincit jusqu'à ce que tout le corps cellulaire passe à l'intérieur du germe. Cependant, ces cellules ne perdent pas le contact avec la surface, une longue microvillosité servant de lien. La présence de microtubules contractiles dans le goulot des cellules en bouteille (Perry et Waddington) explique vraisemblablement le déplacement du corps cellulaire à l'intérieur du germe. Là où un bouquet de cellules en bouteille se forme, la surface du germe se déprime légèrement. Pour que l'invagination se produise, il est indispensable que les cellules en bouteille soient entourées de cellules superficielles douées d'une grande adhésivité. Ceci est démontré par des expériences de greffes. Un greffon provenant d'une lèvre dorsale de blastopore est posé sur un substrat de cellules endodermiques superficielles en culture. Le greffon adhère immédiatement, puis pénètre dans la nappe cellulaire en provoquant un début d'invagination de cette dernière. Si le greffon est posé sur une nappe de cellules endodermiques profondes peu liées entre elles, les cellules du greffon adhèrent puis pénètrent dans la nappe cellulaire et s'y perdent. Il n'y a pas ébauche de sillon.

La poursuite du phénomène d'invagination est due à l'activité autonome des cellules du territoire mésodermique. En effet, si l'ectoderme est complètement ôté, l'invagination se poursuit, les cellules marginales mésodermiques ayant spontanément tendance à s'allonger dans le sens antéro-postérieur et à s'invaginer. Le mouvement d'épibolie de l'ectoderme est aussi dû à la propriété intrinsèque des cellules ectodermiques de s'étendre, mais cette fois dans diverses directions.

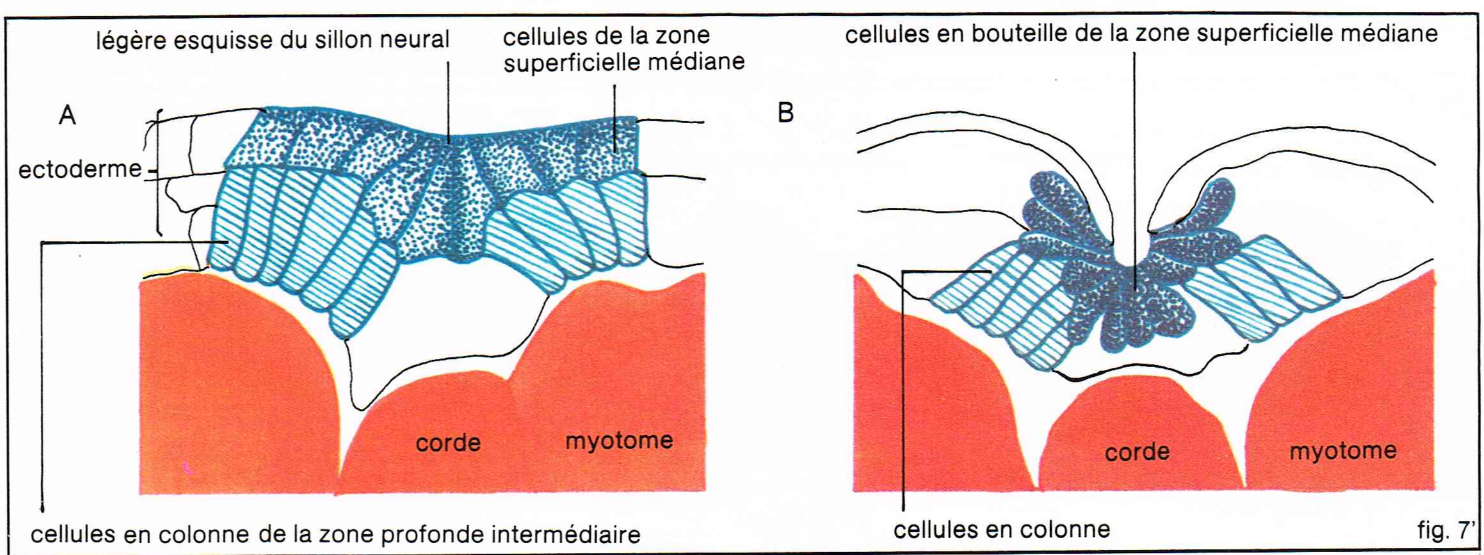


Richard Colin

▲ *En haut, phases de la gastrulation chez l'oursin; migration des micromères (A et B); invagination de l'endoderme : formation de l'ampoule archentérique (C) et élongation de l'archentéron (D et E).*

Mécanisme de la neurulation chez les Amphibiens

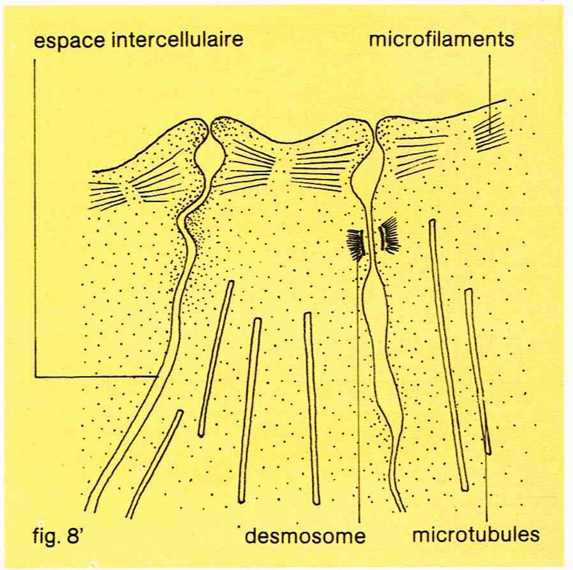
L'analyse de la neurulation chez l'embryon de xénope (Schroeder, 1970) est menée par examen en microscopie optique et électronique de coupes transversales d'embryons choisis à des stades définis. Pour les besoins de l'analyse, l'ectoderme est subdivisé en plusieurs zones. Notre attention se portera sur deux catégories cellulaires seulement : les cellules de la zone médiane superficielle, les cellules de la zone profonde intermédiaire. Les premières, cubiques en début de neurulation, se transforment en cellules en bouteille. Pendant cette période, deux structures essentielles se différencient dans leur cytoplasme : des microfilaments d'actine parallèles à la face apicale des cellules, des microtubules (jusqu'à 150) de



Richard Colin

tubuline parallèles à leur grand axe. En outre, ces cellules deviennent fortement adhésives entre elles au niveau de leur apex (présence de *desmosomes*). Les cellules intermédiaires profondes en forme de colonne sont disposées régulièrement en palissade. Leur cytoplasme renferme quelques microtubules parallèles à leur grand axe.

Le modèle de neurulation proposé par l'auteur est le suivant : les cellules de la zone médiane effectuent leur propre déformation (cellules cubiques → cellules en bouteille) par les effets combinés des microtubules et des microfilaments contractiles. De telles déformations entraînent la formation du sillon. Les cellules palissadiques de la zone intermédiaire profonde s'allongent et de ce fait contribuent au soulèvement des bourrelets neuraux. L'élongation de ces cellules est provoquée par l'étirement de leurs microtubules. L'ectoderme latéral migre vers l'axe de l'embryon par un mécanisme d'extension cellulaire apparenté au mouvement amiboïde.



Richard Colin

▶ Schéma de l'aspect ultrastructural de l'extrémité apicale des cellules en poire de la neurula d'Amphibien.

Détermination des ébauches d'organes Induction

Pendant la période de morphogenèse primordiale, toutes les ébauches des différents organes acquièrent peu à peu leur autonomie, et ceci dans tous les exemples de développement embryonnaire. Quand les feuillets sont mis en place, le germe apparaît comme une mosaïque de territoires dont le devenir est irréversiblement orienté. Tous ces territoires sont donc déterminés. Cependant, aucun signe de différenciation n'est décelable à ce stade.

Certains germes deviennent très tôt une mosaïque de territoires déterminés (par exemple, les *Spiralia*), tandis que dans d'autres cas (par exemple, le germe d'Amphibien), seules quelques aires privilégiées ont leur devenir fixé quand débute la gastrulation. La détermination des territoires restants, au cours de la période de morphogenèse primaire, se produit sous l'influence de stimulations émanant de massifs cellulaires situés dans leur voisinage. Ce type d'influence morphogénétique est une *induction*.

L'induction

C'est à Spemann et à son école que l'on doit les principaux travaux sur l'induction. Les premières expériences de mise en évidence du phénomène remontent aux années 1901-1912. L'ébauche nerveuse de l'œil (appelée *vésicule optique*) d'un embryon de triton au stade du bourgeon caudal est extirpée et transplantée sous l'ectoderme ventral. Quelques heures plus tard, au niveau de la greffe, l'ectoderme se différencie en cristallin. La vésicule optique a donc modifié le devenir d'une portion d'ectoderme ventral de l'embryon.

A propos de l'induction du système nerveux chez les Vertébrés, nous tenterons de préciser le mécanisme du phénomène.

Analyse des expériences fondamentales

— *L'expérience de Spemann*. Une série d'expériences, dont la portée fut considérable pour la compréhension de l'organogenèse primordiale des Vertébrés, fut menée entre 1921 et 1924. L'expérience principale fut réalisée entre deux espèces de tritons, l'une caractérisée par des œufs très pigmentés *(Triturus toeniatus)*, l'autre par des œufs dépigmentés *(Triturus cristatus)*. La lèvre dorsale du blastopore d'une jeune gastrula de *Triturus toeniatus* est transplantée sur la face ventrale d'une gastrula de *Triturus cristatus* de même âge, à la place d'un volet d'ectoderme présomptif préalablement excisé. La cicatrisation s'effectue en un quart d'heure. On laisse le germe se développer. Une deuxième encoche blastoporale se creuse au niveau de la greffe et une double gastrulation se produit. Deux plaques neurales se dessinent et on obtient un *monstre double*. L'embryon organisé à partir de la lèvre dorsale propre au porte-greffe est dit *embryon primaire*, celui organisé à partir du greffon est dit *embryon secondaire*. Dans les meilleurs cas, ils se développent d'une façon similaire.

L'analyse histologique des monstres doubles au stade du bourgeon caudal permet de préciser l'origine des organes de l'embryon secondaire, étant donné les différences de pigmentation des germes utilisés. Le greffon donne naissance à la corde et à une partie des somites. Le névraxe, une petite fraction du mésoderme somitique, les néphrotomes, le mésoderme des lames latérales et l'endoderme sont édifiés à partir des cellules du porte-greffe.

En résumé : l'hôte a poursuivi ses mouvements de gastrulation et édifié les organes axiaux de l'embryon primaire. Le greffon transplanté a suivi le cours normal de son développement. Il s'est invaginé par enroulement et a donné du mésoderme cordal et du mésoderme somitique. Il s'est comporté comme un territoire déterminé.

L'ectoderme présomptif ventral du porte-greffe a vu le cours de son développement modifié par la présence voisine d'un massif cellulaire déterminé. Il a été *induit* à former du névraxe; c'est l'*induction neurogène*, dite aussi *induction primaire*, car c'est elle qui engage le germe dans une suite d'*inductions en chaîne* qui auront pour effet l'édification et le modelage progressif des organes de l'embryon. Le mésoderme présomptif des lames latérales du porte-greffe a donné du mésoderme somitique et du néphrotome. Il a donc également subi une induction. Le territoire endodermique n'a pas été affecté dans sa différenciation par la présence du greffon. Il s'agit d'un territoire également très précocement déterminé.

Les organes induits ne sont pas des formations chaotiques. L'embryon secondaire est harmonieusement constitué; c'est pourquoi Spemann fut amené à considérer la lèvre dorsale du blastopore comme un territoire dirigeant l'organisation de l'individu : un *centre organisateur*.

En nous référant à la carte des ébauches présomptives des Amphibiens, nous constatons que le centre organisateur coïncide avec les territoires de l'endoderme céphalique, du mésoderme cordal et d'une partie du mésoderme somitique. Il correspond à la zone du croissant gris de l'œuf fécondé. Cette zone est très précocement déterminée et présente des capacités de régulation.

La capacité inductrice du centre organisateur varie en qualité suivant la direction antéro-postérieure de ce terri-

fig. 9'
lèvre dorsale
plaque neurale primaire
greffon
donneur
hôte
plaque neurale secondaire
A
B

Richard Colin

▶ Page ci-contre, en haut, embryon composite de pleurodèle résultant d'une expérience d'induction primaire, au stade du bourgeon caudal; on peut reconnaître l'embryon primaire mieux développé dans sa région céphalique que l'embryon secondaire induit.

▼ Schéma de l'expérience fondamentale d'induction de Spemann. A, greffe de la lèvre dorsale du blastopore d'une gastrula sur la face ventrale d'une autre gastrula de même âge. B aspect, au stade neurula, du porte-greffe.

toire. Pour éprouver ces différences de qualité, l'expérience de Spemann est réalisée en prélevant la lèvre dorsale du blastopore sur des gastrulas de plus en plus âgées : ainsi on ne prélève que les régions non encore invaginées. La portion *précordale* du centre organisateur induit la différenciation de formations presque exclusivement céphaliques (cerveau, vésicules olfactives, vésicules optiques). Au contraire, la portion de matériel cordal prélevée au stade du bouchon vitellin induit la différenciation de la moelle épinière. Ces expériences tendent à prouver qu'il existe deux inducteurs neurogènes, un inducteur céphalique et un inducteur troncal.

Quand l'embryogenèse se déroule normalement, le territoire cordo-mésodermique passe en profondeur par invagination, puis il exerce une induction neurogène sur le territoire présomptif neuro-ectodermique sus-jacent. Celui-ci se détermine et se différencie en tissu nerveux. Le cordo-mésoderme chez tous les Cordés induit la formation du système nerveux. Pour le démontrer, des expériences variées ont été menées entre 1939 et 1962 chez des Poissons, des Oiseaux, des Mammifères et chez l'*Amphioxus*.

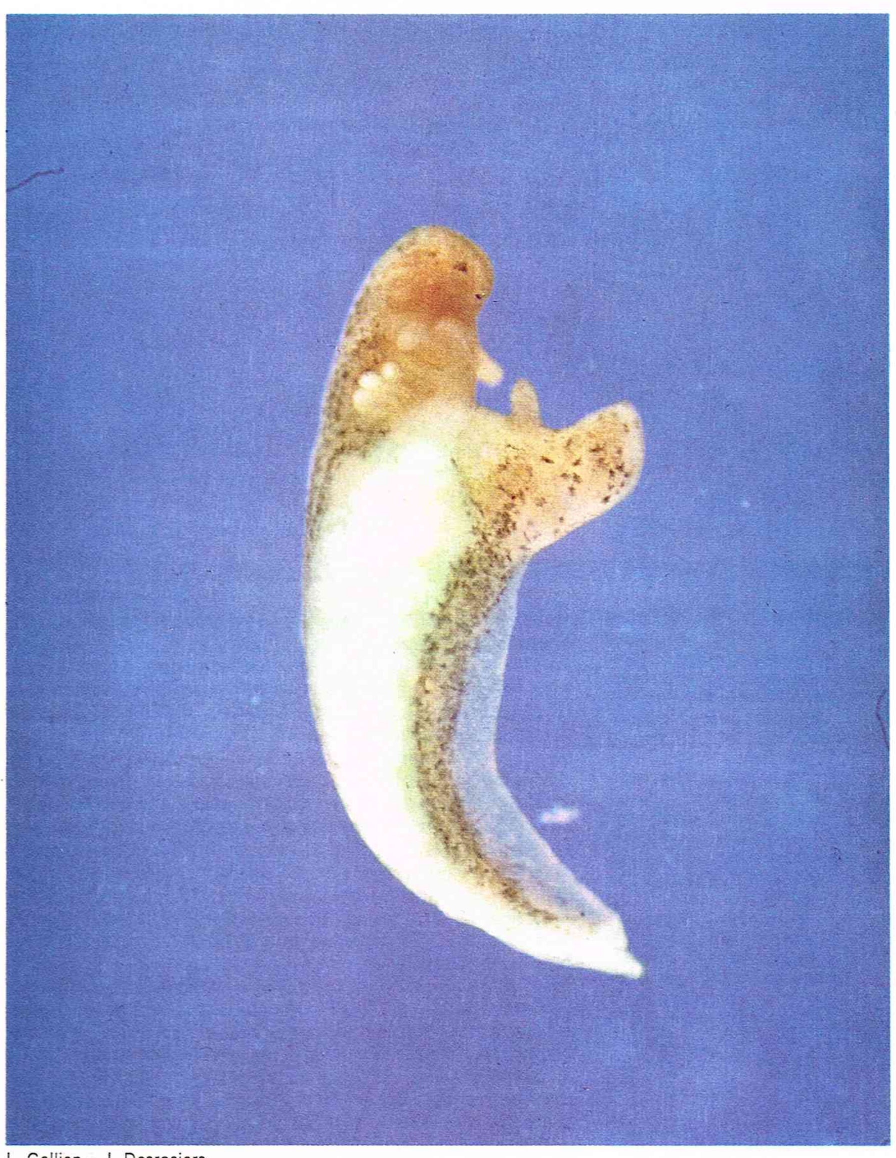
— *Expériences d'exogastrulation*

Si la démonstration de l'induction neurogène du territoire cordo-mésodermique sur le territoire sus-jacent est acquise par les expériences de Spemann et de ses collaborateurs, les expériences d'*exogastrulation* de Holtfreter prouvent qu'il ne peut y avoir différenciation du système nerveux sans induction préalable émanant du cordo-mésoderme.

Des blastulas d'axolotl débarrassées de leurs membranes sont plongées dans une solution saline (NaCl 0,35 %). Les mouvements d'invagination ne se produisent pas, et les territoires endodermiques et mésodermiques situés au-dessous de la limite d'invagination s'étirent en un appendice rattaché à la calotte ectodermique creuse par un fin pédoncule. Il y a exogastrulation. Un tel germe anormal peut être conservé plusieurs jours. A partir de la masse endo-mésodermique se différencient une corde, des fragments de somites, tubes rénaux, cœlomes, une zone pharyngienne branchiale. Par contre, les cellules de la calotte d'ectoderme présomptif restent indifférenciées et inorganisées. Jamais un ectoderme neural épais ne s'édifie.

Compétence du territoire réactionnel

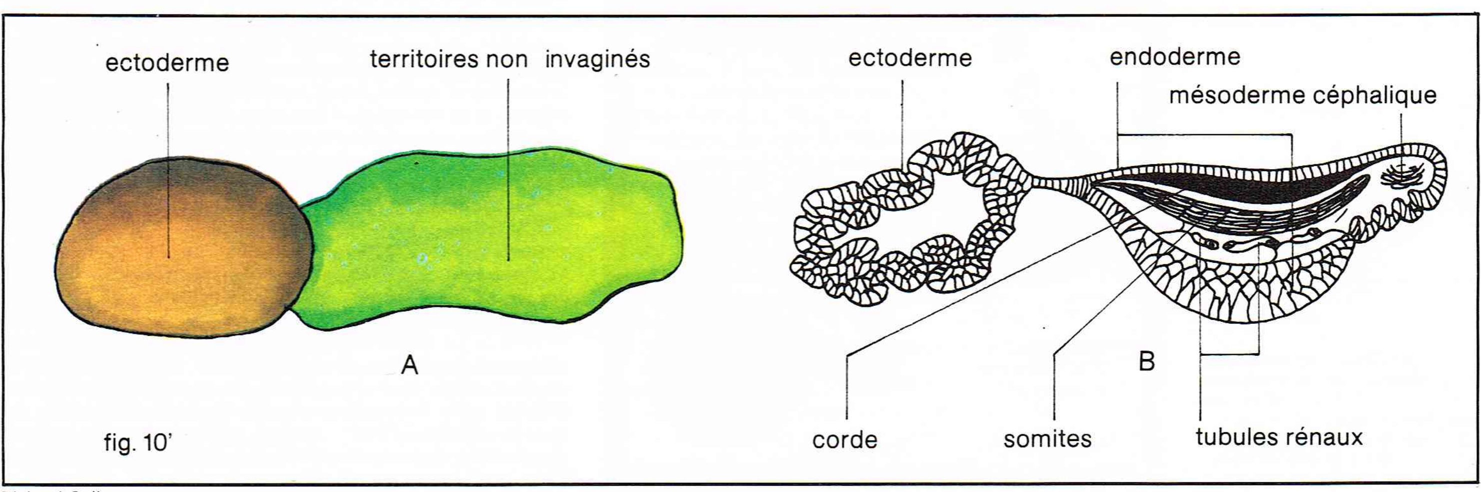
En analysant le processus de l'induction, nous nous sommes attachés jusqu'alors aux caractéristiques de l'inducteur. Il reste à considérer les conditions dans lesquelles le tissu réactionnel doit se trouver pour répondre au stimulus émanant de l'inducteur. On donne le nom de *compétence* (Waddington, 1932) à l'état physiologique d'un tissu lui permettant de réagir spécifiquement à un stimulus donné. Ainsi, on peut induire l'ectoderme ventral aussi bien que le neuro-ectoderme présomptif d'une jeune gastrula d'Amphibien à former du tissu nerveux. Ils sont tous deux compétents. Par contre, l'endoderme précocement déterminé n'est pas compétent. La compétence est un état temporaire. Elle apparaît au stade de la jeune gastrula. Pendant toute la gastrulation, l'ectoderme présomptif répond à l'induction neurale. L'aptitude à donner du tissu neural décroît à partir du stade neurula jeune.



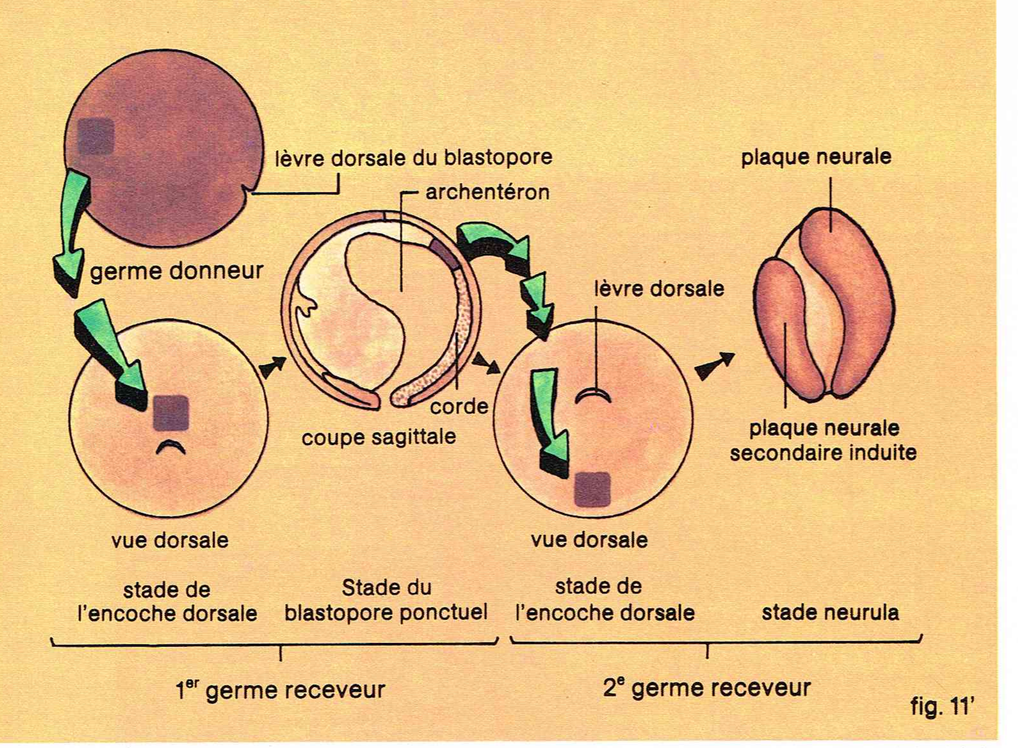
L. Gallien - J. Desrosiers

C'est le vieillissement autonome du feuillet ectodermique qui est cause de la perte de compétence. En effet, si avant d'être greffés dans la zone dorsale d'une jeune neurula de triton, des fragments d'ectoderme présomptif de gastrula sont cultivés 54 h dans un milieu physiologique standard, toute induction est impossible (Holtfreter, 1938). La perte de compétence, au cours du vieillissement, serait liée à la synthèse de protéines résultant d'une auto-différenciation de l'ectoderme. L'ectoderme présomptif d'une jeune gastrula ne montre pas de différences

▼ ***Résultat d'une expérience d'exogastrulation chez l'axolotl (Amphibiens) A, aspect extérieur de l'exogastrula; B, coupe sagittale de l'exogastrula.***



Richard Colin



Richard Colin

▲ ***Schéma de l'expérience de transmission du pouvoir inducteur à un tissu primitivement inactif chez l'Amphibien.***

réactionnelles régionales : il est compétent dans son ensemble.

Analyse de la nature des substances inductrices

Les auteurs ont rapidement été amenés à penser que le stimulus inducteur est de nature chimique, une ou plusieurs substances cédées par l'inducteur entraînant des différenciations dans l'ectoderme.

Une série de constatations a fait progresser le problème. L'effet inducteur peut se produire si on associe des éléments de germes appartenant à des groupes zoologiques plus ou moins éloignés. Ainsi, on obtient des résultats positifs en associant une lèvre dorsale de gastrula de crapaud et un porte-greffe gastrula de triton, une ligne primitive de poulet et l'ectophylle d'un blastoderme de canard, une ligne primitive de poulet et l'ectophylle d'un blastoderme de lapin, etc.

La capacité inductrice est transmissible à un tissu primitivement inactif. Chez *Triturus cristatus,* un fragment d'ectoderme présomptif est prélevé sur une blastula âgée (de couleur claire). Il est greffé à la place de la lèvre dorsale du blastopore d'une jeune gastrula (de couleur sombre) de *Triturus alpestris*. Le greffon cicatrise, s'intègre au porte-greffe et participe aux mouvements d'invagination. Au stade du bouchon vitellin, on le retrouve au toit de l'archentéron, sa couleur claire le rendant facilement repérable. Prélevé à nouveau, puis implanté une deuxième fois en position ventrale sur une jeune gastrula de couleur sombre, il se comporte comme un centre organisateur et induit la formation d'une plaque neurale secondaire. Il a donc acquis en quelques heures la capacité inductrice par contact avec l'inducteur primaire.

Les tissus inducteurs naturels sont capables de céder les substances inductrices dans le milieu environnant. Des fragments de lèvre dorsale de blastopore d'Amphibien sont mis en culture dans une solution physiologique pendant un délai d'une semaine à dix jours. Les fragments tissulaires sont ôtés et remplacés par des explants très petits (15 à 20 cellules) d'ectoderme présomptif de jeune gastrula d'Amphibien. La culture est poursuivie une ou deux semaines. Dans les cas les plus favorables, les explants se différencient en cellules nerveuses ou en *mélanophores* (Niu et Twitty, 1953).

Dès 1931, Spemann constate que les propriétés inductrices de la lèvre dorsale du blastopore de triton ne sont pas liées à l'intégrité de ses cellules. Broyée, traitée par la chaleur, le froid, la dessiccation, elle reste capable d'induire des formations neurales. Les techniques utilisées pour éprouver le pouvoir inducteur de greffons tués ou de greffons d'espèces différentes sont l'implantation de ceux-ci dans le blastocèle d'une jeune gastrula d'Amphibien, ou leur insertion dans un lambeau (replié sur lui-même) d'ectoderme présomptif de jeune gastrula d'Amphibien (technique du sandwich de Holtfreter). Ce dernier, en 1934, a montré qu'un fragment d'ectoderme présomptif acquiert la propriété inductrice s'il est tué. De même, toute une série de tissus de Vertébrés adultes (foie, rein...) se révèlent inducteurs quand ils sont tués et même parfois quand ils sont intacts ! On parle alors d'*inductions hétérogènes*. Des formations neurales ont pu être obtenues à partir de substances très diverses et très inattendues : savon, quartz, kaolin... Mais il faut spécifier que les formations obtenues ne sont jamais de belles plaques neurales.

Depuis 1940, l'analyse chimique des substances inductrices a été menée à partir des « *inducteurs hétérogènes* » : fragments d'organes d'adultes (foie, moelle osseuse de cobaye), d'embryons entiers de poulet. En effet, la petite taille des centres organisateurs n'a pas permis d'aborder sur eux cette étude. Ces travaux ont été menés au Japon par l'équipe de Yamada et en Allemagne par celle de Tiedemann. Les substances inductrices isolées sont éprouvées par diverses techniques. Elles peuvent être ajoutées directement à des milieux physiologiques où sont cultivés des fragments d'ectoderme présomptif. Elles peuvent être incorporées dans des petits blocs d'agar et ceux-ci ont ensuite été éprouvés par les mêmes techniques que les inducteurs tués ou les inducteurs hétérogènes.

Les substances inductrices sont toutes de nature protéique car toujours inactivées par la trypsine. Deux groupes d'inducteurs furent isolés : un *inducteur* spécifiquement *neural,* protéine associée à de l'acide ribonucléique, un *inducteur mésoblastogène,* purement protéique. Ces deux inducteurs seraient répartis de façon graduée selon l'axe antéro-postérieur du territoire cordal et endodermique céphalique. Ceci se traduirait dans les effets par la régionalisation du névraxe.

Passage des substances inductrices de l'inducteur aux cellules réactionnelles

La réalité de ce passage a été mise en évidence par les techniques de fluorescence et de microscopie électronique. Deux observations peuvent être citées.

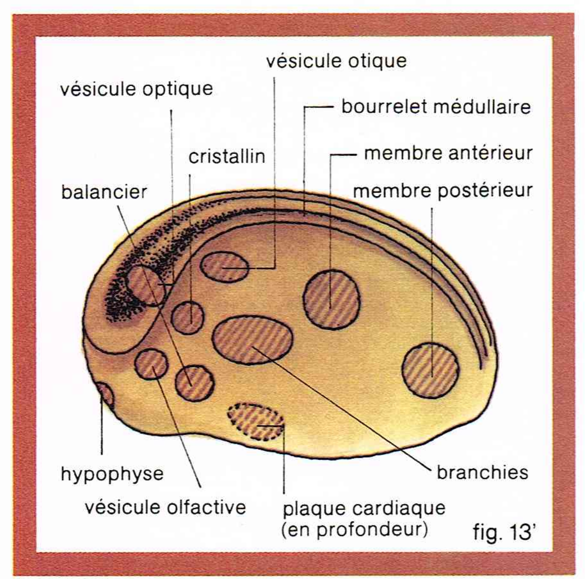
Chez le *triton,* une induction hétérogène de tissu neural est réalisée, au stade gastrula jeune, à partir de moelle osseuse de cobaye. Un immunsérum anti-moelle osseuse de cobaye est préparé et associé à une substance fluorescente ; de cette manière, la plus légère précipitation moelle de cobaye-immunsérum est rendue « visible ». L'ectoderme neural induit est fixé et des coupes histologiques sont réalisées. Elles sont traitées avec l'immunsérum fluorescent. En microscopie optique une fluorescence de l'ectoderme induit est observée, prouvant que des molécules antigéniques issues de l'inducteur moelle osseuse ont pénétré dans le tissu réactionnel (Yamada, 1962).

Tarin et Scott (1970) ont observé au microscope électronique dans l'espace intercellulaire, entre le mésoderme dorsal et l'ectoderme neural d'une gastrula âgée de xénope, des granules disparaissant après traitement à l'ARNase. La pénétration de grosses molécules de ribonucléoprotéines ne semble possible que par le phénomène de *pinocytose*. Des vésicules de pinocytose sont d'ailleurs visibles dans l'ectoderme neural de jeunes neurulas de xénope (Kelley, 1969). Quand elles ont atteint le tissu réactionnel, les molécules inductrices sont retrouvées dans les plaquettes vitellines puis dans les noyaux.

greffon d'espèce différente
A
blastocèle
B
lèvre dorsale
lambeau d'ectoderme présomptif
D'APRÈS C. HOUILLON.
fig. 12'

Richard Colin

▶ ***Chez l'Amphibien, schéma des techniques d'étude des inducteurs étrangers : A, implantation d'un greffon dans le blastocèle ; B, technique du sandwich.***



Richard Colin

Richard Colin

▲ *A gauche, carte des champs morphogénétiques locaux de la neurula âgée de triton. A droite, expérience de section d'une neurula de triton, montrant que les territoires sont déterminés à ce stade. La partie supérieure comprenant la plaque neurale se différenciera en cerveau, vésicules optique et olfactive. La partie inférieure donnera une larve dépourvue de tête, mais munie d'un tronc, d'une queue et de membres.*

Mode d'action des substances inductrices

Il reste encore très largement hypothétique. Les substances inductrices sont des protéines synthétisées par des gènes qui, dans l'inducteur, ont été dérépressés en fin de segmentation. Excrétées par l'inducteur puis parvenues dans les cellules réactionnelles, les protéines inductrices agiraient en dérépressant certains gènes de structure et en permettant leur transcription. Cette hypothèse se trouve étayée par des expériences d'inhibition de la compétence du territoire réactionnel (Denis, 1964). Chez le pleurodèle, des explants de lèvre dorsale du blastopore de gastrula jeune sont placés entre deux lambeaux d'ectoderme présomptif (technique du sandwich), traités préalablement deux à trois minutes par une solution d'actinomycine D. Les lambeaux d'ectoderme peuvent survivre deux à trois jours en culture, mais ne présentent aucun signe de neuralisation. En d'autres termes, l'actinomycine supprime la compétence de l'ectoderme présomptif. Il est possible que l'agent inducteur, comme les hormones stéroïdes, se lie à un récepteur cytoplasmique et que le complexe inducteur-récepteur pénètre dans le noyau où il déréprimerait certains gènes.

La parcellation du germe

Que la détermination soit spontanée ou bien provoquée par un stimulus inducteur, l'embryon apparaît rapidement comme un ensemble de territoires globalement déterminés :

— Une jeune neurula de triton est sectionnée de façon à isoler une partie antérieure et dorsale d'une partie postérieure et ventrale (fig. 14'). Les deux fragments sont mis en culture. La partie supérieure, dans les cas les plus favorables, se différencie en cerveau avec vésicules olfactives, optiques et otiques. La portion inférieure donne une larve dépourvue de tête mais munie d'un tronc, d'une queue, et de membres.

— Chez le triton, au stade neurula, on prélève un greffon de plaque neurale. Greffé en position ventrale sur une neurula ou un jeune stade du bourgeon caudal, il se différencie en tissu neural, conformément à son lieu d'origine et indépendamment des tissus environnants.

— Un fragment d'ectoderme présomptif ventral est prélevé sur une jeune gastrula de triton, puis greffé sur le flanc d'une neurula. Il se développe au lieu d'implantation des formations surnuméraires (Holtfreter). Il existe une corrélation entre la nature de ces formations et le lieu d'implantation. Par exemple, si la greffe est faite dans la zone latérale de la tête, on obtiendra surtout des yeux. Les territoires de la neurula où l'on peut déceler par ces expériences de transplantation une détermination, sont appelés *champs morphogénétiques locaux*.

De tels champs ne présentent aucune différenciation, ni morphologique, ni histologique, à l'exception du tube neural organisé très précocement. Toujours plus étendus que les organes correspondants, les champs présentent des limites floues. Ils subissent une évolution au cours du temps :

— spatialement, ils rétrécissent et finissent par ne plus occuper que l'emplacement de l'organe correspondant ;

— tout d'abord globalement déterminés en tant qu'ébauches d'organes spécifiques, ils acquièrent des déterminations progressives : les axes se fixent, puis les champs se subdivisent en champs plus précis correspondant à des composants des organes. Ainsi, dans le champ du membre antérieur, se déterminent successivement les axes antéro-postérieur, dorso-ventral puis les champs particuliers du bras, de l'avant-bras, de la main.

Des capacités régulatrices peuvent se manifester au sein des champs locaux. Par exemple, si le champ d'un membre est partiellement excisé, la partie restante peut édifier un membre normal. Peu à peu, au cours du temps, lorsque le champ d'un organe devient parcellé en champs plus étroits, les capacités régulatrices ne s'appliquent plus qu'aux composantes locales de l'organe. A l'échelle des champs régionaux, nous retrouvons les mêmes processus de fixation progressive des éléments morphogénétiques que nous avons observés au niveau du germe entier.

Activité métabolique

Activité respiratoire

La consommation d'oxygène augmente davantage au cours de la gastrulation qu'elle ne l'a fait pendant la segmentation. L'intensité respiratoire varie suivant les régions du germe : maximale dans l'ectoderme neural présomptif de la blastula au stade de l'encoche dorsale du blastopore, elle décroît suivant que l'on considère des fragments d'ectoderme présomptif banal, de corde, de mésoderme et d'endoderme.

La dégradation des glucides (glycogène, glucose) devient importante très tôt au niveau de la lèvre dorsale du blastopore. Sans doute, faut-il rapporter ce fait à la dépense d'énergie que nécessitent les mouvements cellulaires précoces d'invagination.

Synthèse d'acides nucléiques

Les expériences de traitement de blastulas d'oursin à l'actinomycine D, les mesures de synthèses d'ARN et de protéines pendant la segmentation permettent d'affirmer que des gènes importants pour le contrôle des mouvements de la gastrulation fonctionnent avant le début de celle-ci. Le problème majeur qui se pose à propos de ce fonctionnement mais reste sans réponse, est de savoir par quels mécanismes les messages nécessaires au déclenchement de la gastrulation sont stockés puis activés au moment où les premiers mouvements se dessinent. Toutefois la période de gastrulation et de morphogenèse précoce correspond à une grande activité de synthèse des cellules.

★ Synthèse d'ADN

Chez les Amphibiens l'induction neurale provoquée par un organisateur vivant ou par la substance organisatrice isolée par Tiedemann s'accompagne d'un accroissement de synthèse d'ADN. Ceci se traduit par une recru-

▶ *A droite et page ci-contre en haut, stades de la neurulation et de l'organogenèse précoce chez l'embryon de poulet (vues dorsales) : de gauche à droite respectivement, embryon à 21 heures, 26 heures et 33 heures d'incubation. 1, aire opaque; 2, aire pellucide; 3, bourrelets neuraux; 4, cœur; 5, corde; 6, encéphale; 7, ligne primitive; 8, limite antérieure du tube digestif; 9, neuropore antérieur; 10, nœud de Hensen; 11, pharynx; 12, repli céphalique; 13, reste de la ligne primitive; 14, somites; 15, veines omphalo-mésentériques.*

descence de mitoses dans l'ectoderme soumis à l'inducteur. Certaines données cytophotométriques indiquent que la teneur en ADN augmenterait dans chaque noyau des cellules de l'ectoderme induit en fin de gastrulation et pendant la neurulation. Un tel accroissement laisse supposer que certaines portions du génome seraient amplifiées. Il serait souhaitable de vérifier ce fait par d'autres techniques.

★ Synthèse d'ARN

— *ARN ribosomique*

Chez les Amphibiens, quand débute la gastrulation, la production d'ARN ribosomique devient détectable, mais les effets de cette synthèse sur la teneur en ARN de l'embryon ne se font sentir qu'au stade de la neurula car l'œuf était très riche en ARN ribosomique d'origine maternelle.

L'importance du stock d'ARN maternel est illustrée par le comportement du *mutant anucléolaire* léthal du xénope. Les individus homozygotes dépourvus d'organisateurs nucléolaires ne peuvent synthétiser d'ARN ribosomique. Ils sont léthaux mais cependant capables de survivre jusqu'à l'éclosion, car ils effectuent leurs synthèses protéiques aux dépens des ribosomes d'origine maternelle, ce qui masque pendant quelques jours leur déficience.

La synthèse des trois sortes d'ARN ribosomiques et de leur précurseur macromoléculaire débute un peu plus tôt dans l'hémisphère animal (stade de la blastula âgée) qu'elle ne le fait dans l'hémisphère végétatif (début de gastrulation).

— *ARN de transfert*

Leur synthèse débute chez les Amphibiens au stade blastula et chez les oursins au stade gastrula. Les ARN de transfert s'accumulent dans l'embryon plus vite que l'ARN ribosomique. A un ribosome correspondent dix molécules d'ARN de transfert. De plus toutes les espèces d'ARN de transfert sont représentées dans les différentes ébauches d'organes de l'embryon.

— *ARN messagers*

Les données concernent les Amphibiens. Les techniques d'hybridation moléculaire ADN-ARN montrent que pendant la gastrulation des *espèces nouvelles* d'ARN messagers sont synthétisées. Leur synthèse est plus importante dans la moitié végétative que dans la moitié animale. On suppose que ces ARN messagers jouent un rôle prépondérant dans l'induction neurale. Par la technique d'autoradiographie et par les méthodes biochimiques, on a pu prouver la réalité d'une synthèse d'ARN messager dans un ectoderme soumis à l'agent inducteur. En outre des expériences d'injection, dans le blastocèle d'une jeune gastrula, d'histones (qui se fixent sur l'ADN et le rendent inopérant) se traduisent par un arrêt des synthèses d'ARN messagers qui affecte surtout la différenciation du système nerveux et des somites.

Pendant la neurulation, également, de *nouvelles espèces* d'ARN messagers décelables par hybridation moléculaire sont synthétisées. Elles ont une vie brève, comme celles élaborées en début d'organogenèse avant que la différenciation cellulaire ne débute.

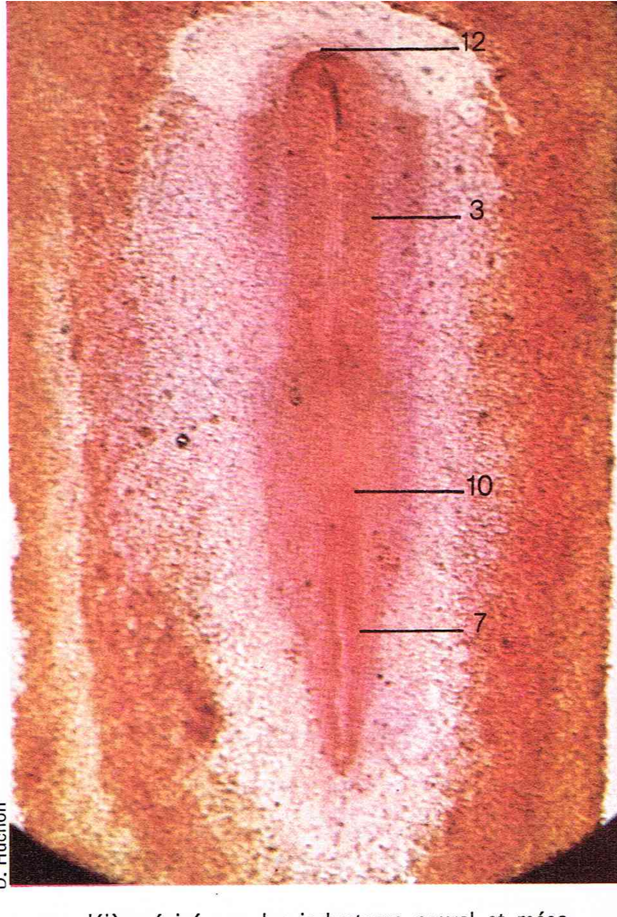
Synthèse de protéines

Le traitement de germes à l'actinomycine se révèle un moyen d'étude global des synthèses protéiques dirigées par le génome embryonnaire.

L'action de l'actinomycine sur la synthèse protéique a été suivie à plusieurs époques du développement chez le pleurodèle.

L'imperméabilité à l'actinomycine des jeunes stades oblige à travailler sur des explants. Ceux-ci sont prélevés dans une même région du germe afin que la comparaison soit valable. Conjointement un acide aminé marqué et de l'actinomycine D sont ajoutés au milieu de culture des explants. La radioactivité de ces derniers est ensuite mesurée. L'actinomycine inhibe lentement les synthèses protéiques (25 à 35 % de réduction en 24 heures) dans les cellules d'explants de blastula et de jeune gastrula (stade avec encoche dorsale du blastopore). L'inhibition est plus rapide ultérieurement et atteint 75 % en 24 heures pour des explants de jeune neurula. Donc au cours du déroulement de la gastrulation le germe synthétise un certain nombre de protéines.

La question majeure qui se pose à propos des synthèses protéiques pendant la gastrulation est de savoir si elles jouent un rôle dans le phénomène d'induction. Nous



D. Huchon

avons déjà précisé que les inducteurs neural et mésoblastogène sont synthétisés en fin de segmentation. Nous savons aussi que les inhibiteurs de la transcription (actinomycine) abolissent la compétence des territoires réactionnels. Il reste donc à préciser le rôle éventuel des protéines au niveau de ces territoires effecteurs :

— Des explants d'ectoderme présomptif de jeune gastrula d'Amphibiens sont cultivés *in vitro* 24 heures. Confrontés ensuite à l'inducteur (méthode du sandwich), ils ont perdu leur compétence par vieillissement.

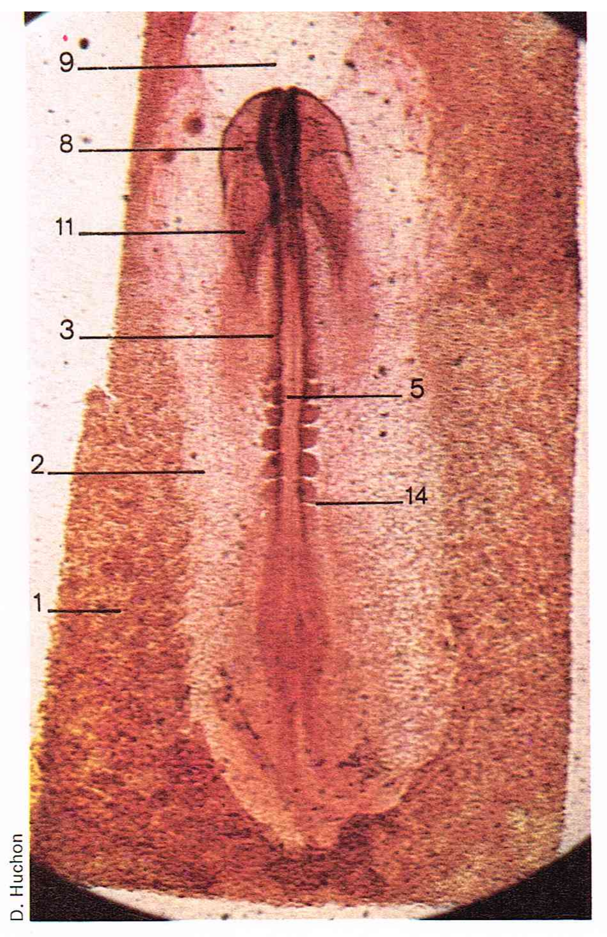
— Des explants identiques cultivés 24 heures en présence de cycloheximide (inhibiteur de la synthèse protéique) sont soigneusement lavés puis éprouvés par contact avec l'inducteur. Ces explants ont conservé leur compétence (Grunz; 1970). L'auteur suggère que la *perte de compétence* de l'ectoderme est normalement due à une synthèse de protéines, *résultat* d'une *autodifférenciation*. Cette interprétation est étayée par l'observation d'explants d'ectoderme présomptif de jeune gastrula de triton, cultivés 14 jours; leurs cellules sont ciliées et présentent une ultrastructure comparable à celle de cellules d'épiderme d'embryon normal.

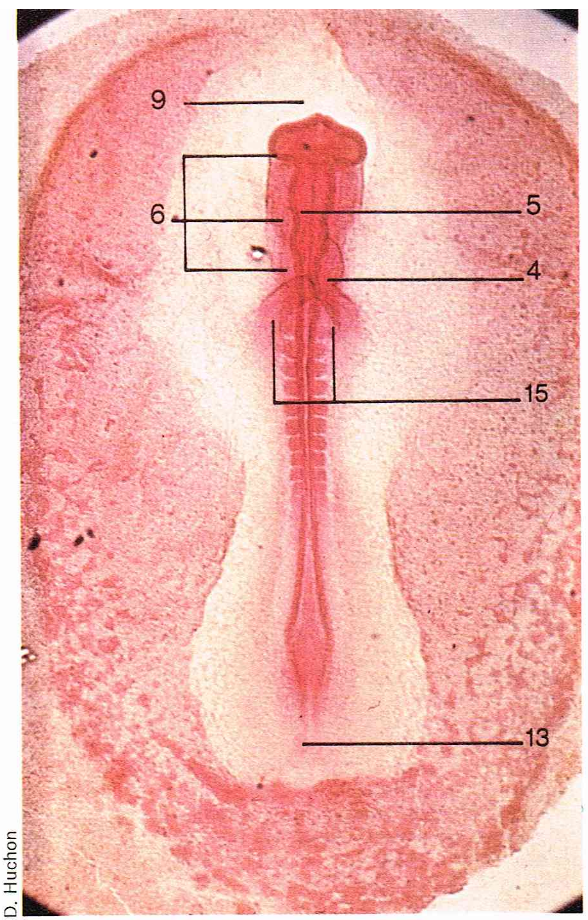
Organogenèse

Les processus responsables de l'organogenèse sont variés.

Des mouvements morphogénétiques du même type que ceux intervenant au cours de la gastrulation et de la morphogenèse primaire : migration, déformation des cellules, reploiement, évagination de nappes cellulaires, concourent à l'édification des organes. Ceux-ci s'individualisent le plus souvent grâce à des *ségrégations* de groupes cellulaires, dans certains cas cependant on assiste à des *fusions d'ébauches* (cœur) ou à des *processus de dégénérescence* (bourgeon de queue, corde, conduits génitaux selon le sexe). Un phénomène nouveau, *la différenciation cellulaire,* donne à cette période de l'embryogenèse son originalité. La croissance du germe est considérable et due à des facteurs divers : multiplications cellulaires, augmentation de taille des cellules, dépôt entre elles de substance interstitielle plus ou moins abondante. Cette *croissance* est *différentielle,* en particulier l'importance de la région céphalique va diminuant. La croissance différentielle constitue en outre un facteur de modelage au sein des organes eux-mêmes.

Ces divers processus sont régis par des phénomènes *d'inductions* et parfois par des *stimulations hormonales*. Nous limiterons notre analyse aux phénomènes d'organogenèse chez les Vertébrés.





Modalités de formation des ébauches d'organes

Quelques exemples nous permettront de concrétiser les processus mis en œuvre pour qu'une ébauche d'organe s'individualise.

Reploiement de nappes cellulaires : formation du tube digestif de l'embryon de poulet

Après la mise en place des feuillets le germe est un disque étalé sur la masse du vitellus. Les limites du corps sont floues. L'endoderme n'est pas refermé en un tube digestif. Dès les premiers jours de la période d'organogenèse, les formes de l'embryon vont se préciser. A 20-21 heures d'incubation la région antérieure de l'ectoderme embryonnaire se soulève en un *repli céphalique*. A ce niveau l'embryon se trouve ainsi délimité et surélevé par rapport au blastoderme qui l'entoure. Ce mouvement entraîne le reploiement de la nappe d'endoderme en avant et sur les côtés ; une formation en doigt de gant se trouve ainsi isolée de la masse du jaune. Le processus se poursuit en direction postérieure et ainsi les régions céphalique puis branchiale se soulèvent. Un pincement analogue se produit vers 45 heures dans la région postérieure de l'embryon. Les ébauches digestives antérieures et postérieures progressent en sens inverse jusqu'au niveau de la région moyenne de l'embryon. A quatre jours d'incubation, l'ouverture du tube digestif sur le jaune sera réduite au *pédicule vitellin*.

Fusion d'ébauches et croissance différentielle : formation du cœur de l'embryon de poulet

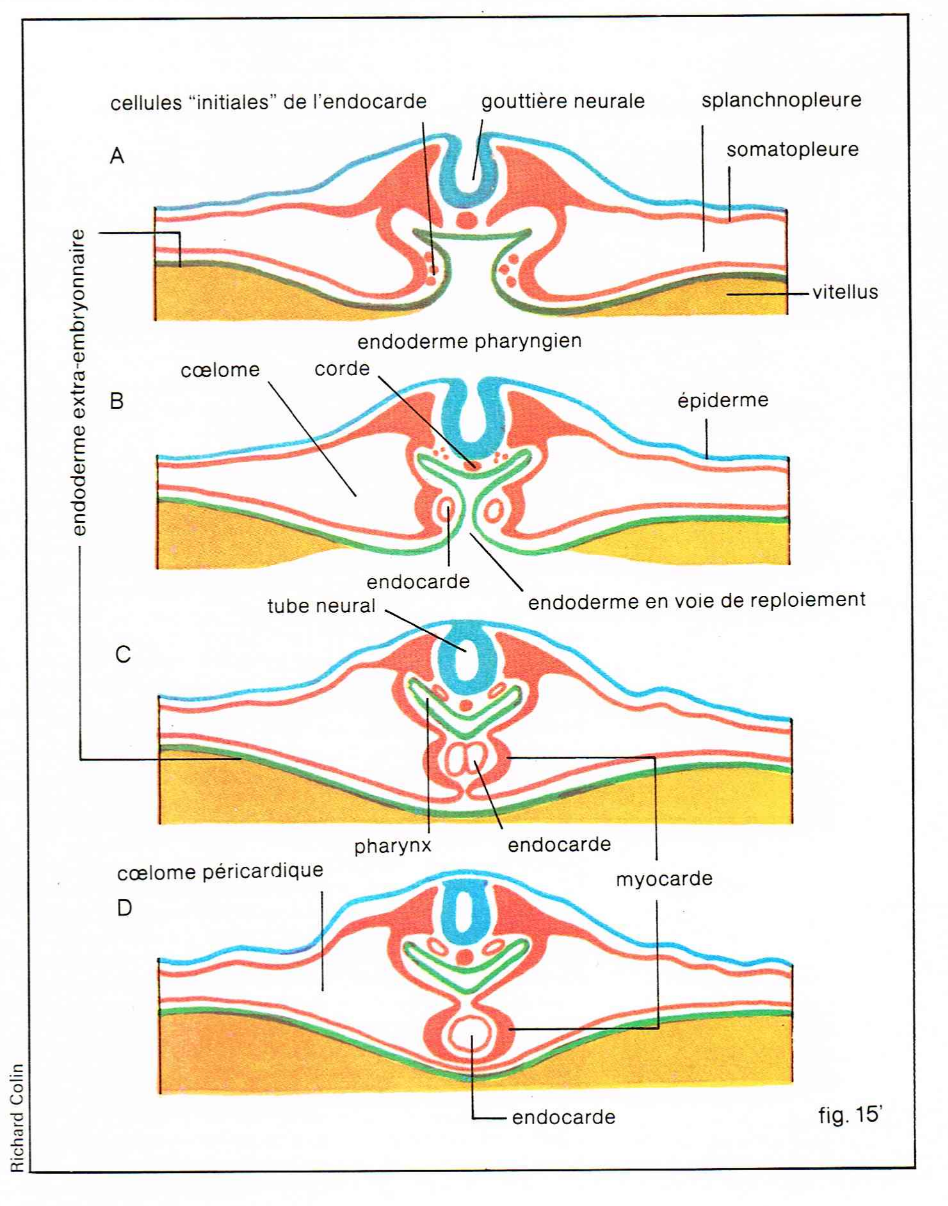
Le cœur se développe précocement avant que le corps ne soit soulevé du vitellus sous-jacent.

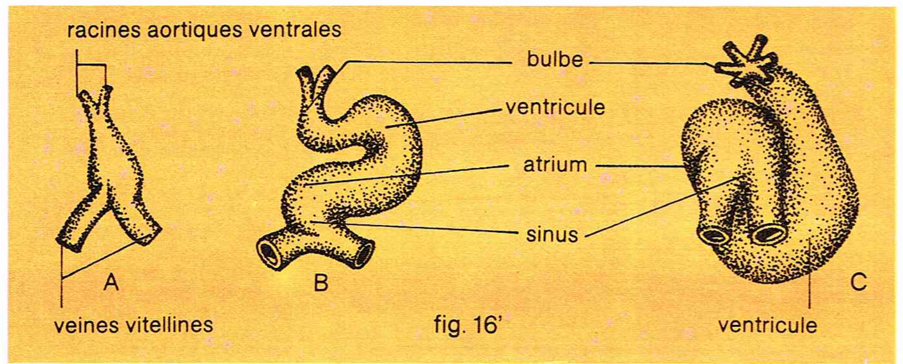
Au stade 5 somites, c'est-à-dire après 25 heures d'incubation puisqu'il se différencie un somite par heure à partir de la 21e heure, s'organisent dans la splanchnopleure de part et d'autre de la gouttière digestive les *ébauches cardiaques paires* (endothélium, myocarde, cavité péricardique). Au fur et à mesure que la gouttière digestive se referme par pincement, les ébauches cardiaques se rapprochent.

Au stade 12 à 13 somites, soit à 33 heures d'incubation, le tube digestif est bien individualisé dans la région antérieure et les ébauches tubulaires cardiaques, ventrales par rapport au pharynx, s'accolent et se *soudent* en un tube unique, tandis qu'en avant et en arrière de ce cœur primitif les tubes restent séparés. Ce cœur n'est pas encore fonctionnel.

A partir de 30 heures d'incubation le tube cardiaque *croît plus vite* que les tissus environnants. Il se coude, forme un U ouvert à gauche. Puis la branche antérieure du U s'allonge encore et vient se placer dorsalement

▼ *Schéma de la formation du cœur chez l'embryon de poulet : embryon à 25 heures (A), 26-27 heures (B), 27-28 heures (C), 29 heures (D).*





Richard Colin

▲ ***Trois étapes de la courbure du cœur chez l'embryon de poulet (vues dorsales). A, à 29 heures, stade 9 somites; B, à 40 heures, stade 18 somites; C, à 53 heures, stade 29 somites.***

par rapport à la branche postérieure. En même temps que ces mouvements s'effectuent, certaines parties du tube se dilatent.

A 48 heures d'incubation on peut distinguer quatre ampoules séparées par des étranglements. Ces ampoules sont, de l'arrière vers l'avant : le *sinus* (confluent des grosses veines vitellines), puis *l'atrium*, le *ventricule* et le *bulbe*. Cette première phase de morphogenèse est valable pour tous les Vertébrés.

Le sang a pour origine des îlots cellulaires du *mésoderme extra-embryonnaire* périphérique. Au début de l'embryogenèse *les îlots sanguins* sont des amas compacts de cellules. Ils se transforment en cavités renfermant à l'intérieur des cellules libres. Ces dernières se chargent d'hémoglobine, tandis que les cellules périphériques évoluent en cellules endothéliales. Ces formations s'anastomosent en donnant un réseau de capillaires contenant des cellules sanguines. Plus tard les capillaires s'emplissent de plasma, véhicule des *éléments figurés* du sang.

Au stade 13 somites les vaisseaux extra-embryonnaires rejoignent la partie postérieure du cœur par les *veines vitellines*. Les deux vaisseaux efférents du cœur, à son extrémité antérieure, sont *les aortes ventrales*. Elles croissent en direction céphalique puis se reploient (arcs aortiques) vers l'arrière pour former les deux aortes dorsales. Ultérieurement celles-ci *fusionneront* en une aorte unique. La circulation ne s'établit pas encore, le système circulatoire étant encore trop incomplet.

A 44 heures d'incubation le cœur commence à battre rythmiquement. A 48 heures il a acquis sa fonction de pompe. Étant donné qu'aucun système de valvules n'est développé, le sang est propulsé par ondes péristaltiques.

Processus de migration cellulaire : les cellules pigmentaires du poulet

En 1910, Harrison, constatant la différenciation de cellules pigmentaires dans des cultures *in vitro* de moelle épinière de grenouille, soupçonna leur origine neurale. Cette constatation impliquait, pour certaines de ces cellules, la nécessité d'une longue migration à travers le corps de l'embryon. Avant leur différenciation et la synthèse de mélanine, les cellules pigmentaires ne présentent pas de caractères histologiques particuliers. C'est pourquoi le marquage spécifique des cellules neurales constitue la meilleure technique pour étudier ces migrations. En 1969, Le Douarin a découvert chez la caille japonaise un marqueur cellulaire naturel. Le noyau interphasique des cellules de caille présente une répartition particulière de la chromatine, condensée en un ou plusieurs amas associés à l'ARN nucléolaire. Cette caractéristique permet de reconnaître sur des coupes histologiques les cellules de caille et les cellules de poulet.

Un fragment de tube neural d'embryons de poulet de 7 à 30 somites est remplacé par le fragment homologue d'un embryon de caille au même stade. Les germes opérés sont remis à incuber pendant des temps variables. Les embryons greffés sont étudiés sur coupes histologiques quand il s'agit de stades jeunes. Le plumage est seulement observé dans le cas d'embryons âgés (13 jours d'incubation).

Les cellules migrent vers l'épiderme en empruntant la voie du mésoderme sous-épidermique. Elles atteignent l épiderme au quatrième jour d'incubation, mais le passage massif ne se fait qu'au cinquième jour. La migration s'effectue dans toutes les directions : dorsale, latérale, ventrale, antérieure et postérieure. Quel que soit le niveau d'implantation du greffon, la bande plumaire de type caille est toujours plus large que la zone vertébrale impliquée.

▶ ***Page ci-contre, tableau récapitulatif de la destinée des feuillets (ectoderme-mésoderme-endoderme) chez les Vertébrés.***

Destinée des feuillets

Ce qui a été précisé à propos de l'embryogenèse du pleurodèle reste valable pour tous les Vertébrés. Quelques formations sont spécifiques aux Vertébrés supérieurs. Aussi un tableau récapitulatif de la destinée des feuillets est-il proposé ci-contre.

Inductions complexes dans l'organogenèse

Les différents types reconnus seront illustrés chacun par un exemple.

Inductions complémentaires

Les inductions complémentaires peuvent être étudiées à partir du cas de l'organogenèse de l'oreille interne des Amphibiens. L'oreille est un organe mixte récoltant les sensations auditives et les sensations propres à l'équilibration. La partie fondamentale de l'organe est *l'oreille interne,* ou *labyrinthe membraneux,* formé de deux poches : *l'utricule,* correspondant à la fonction d'équilibration, et le *saccule,* correspondant à la fonction auditive et renfermant un liquide, *l'endolymphe*. Le labyrinthe membraneux provient d'un épaississement ectodermique : la *placode auditive* qui s'invagine et se sépare de l'ectoderme pour former la *vésicule auditive primaire*. Ultérieurement, cette vésicule primaire s'allonge et les deux chambres, utricule et saccule, s'individualisent. La vésicule auditive est entourée d'une capsule cartilagineuse qui se moule sur ses contours.

Les travaux relatifs aux mécanismes inducteurs mis en œuvre pour la formation de la vésicule primaire ont été réalisés chez le discoglosse (Dalcq, 1934) puis chez l'axolotl (Yntema, 1939 et 1950). A la suite d'expériences de greffes, il a été démontré que la formation et l'invagination de la placode dépendent d'une *induction émanant du mésoderme* dorsal aux stades de la gastrula âgée et de la très jeune neurula. A la fin du stade neurula, une deuxième *influence inductrice,* ayant pour origine les cellules du *cerveau postérieur,* concourt au modelage de la vésicule primaire.

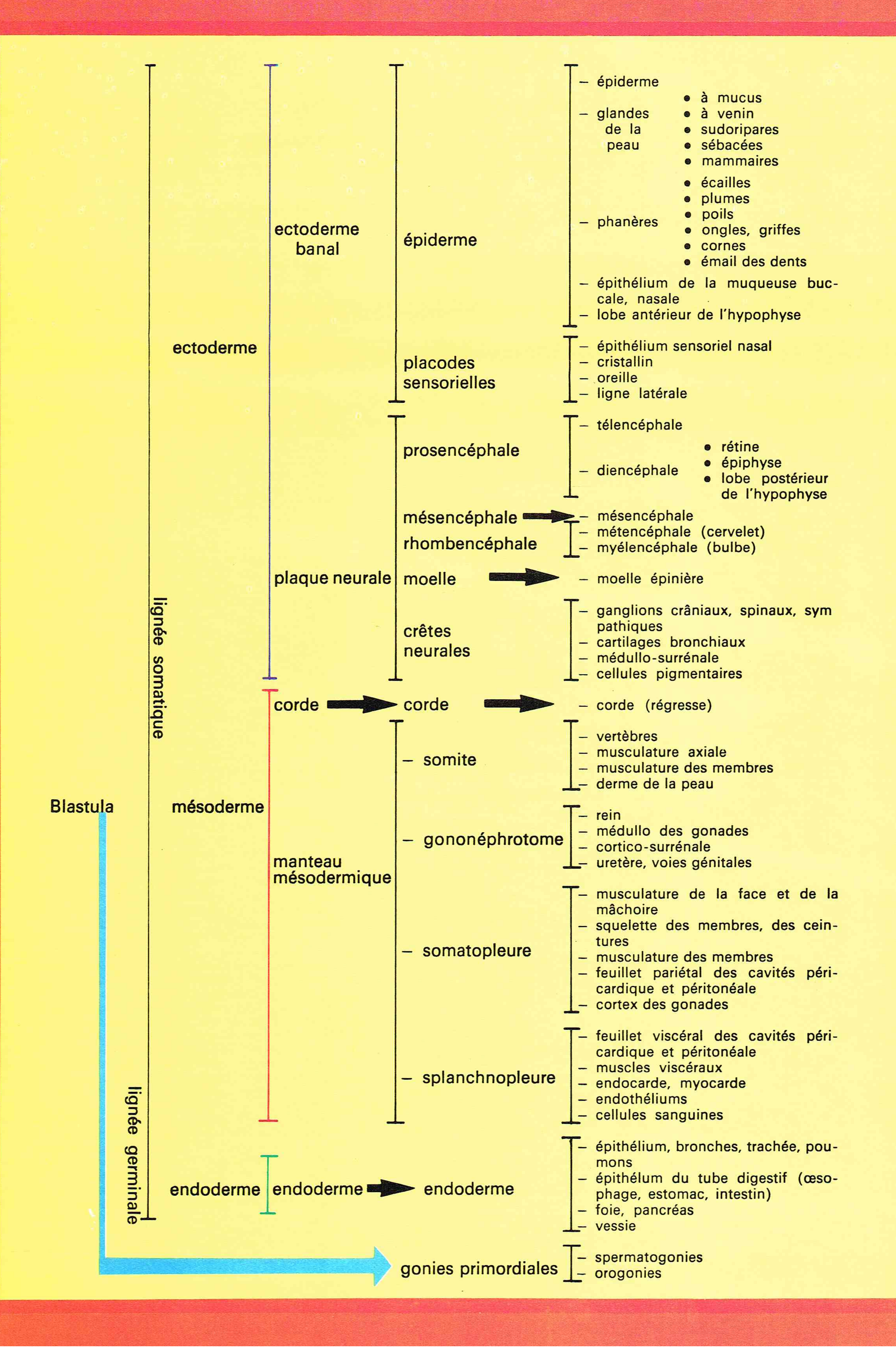
Inductions réciproques

L'élaboration d'un organe peut impliquer des inductions réciproques : nous retiendrons le cas de la détermination des diverses parties du membre chez le poulet. Le champ mésodermique global du membre peut être localisé dès le stade 2 somites. Au stade 14 somites, l'ébauche du membre émerge sous forme d'un petit bourgeon. Ce bourgeon comporte un *composant mésodermique* et un composant ectodermique, *la cape apicale*. L'édification harmonieuse du membre n'est possible que si les deux composants sont présents.

Les expérimentateurs sont parvenus à séparer la cape apicale du bourgeon mésodermique. Les bourgeons mésodermiques ainsi dénudés peuvent être recouverts d'ectoderme banal ou de cape apicale de provenances diverses, puis greffés dans les tissus extra-embryonnaires d'un embryon receveur. Des combinaisons entre composants ecto- et mésodermiques de membres antérieurs et postérieurs d'individus normaux et mutants (mutation aptère, mutation polydactyle) ont permis de comprendre comment le squelette terminal du membre (la main, le pied) s'édifie à partir de la région apicale du composant mésodermique. La différenciation du squelette terminal est possible si le mésoderme a reçu une *induction émanant de la cape apicale,* cette dernière n'étant devenue et ne demeurant inductrice que sous l'influence d'un facteur émanant du mésoderme sous-jacent.

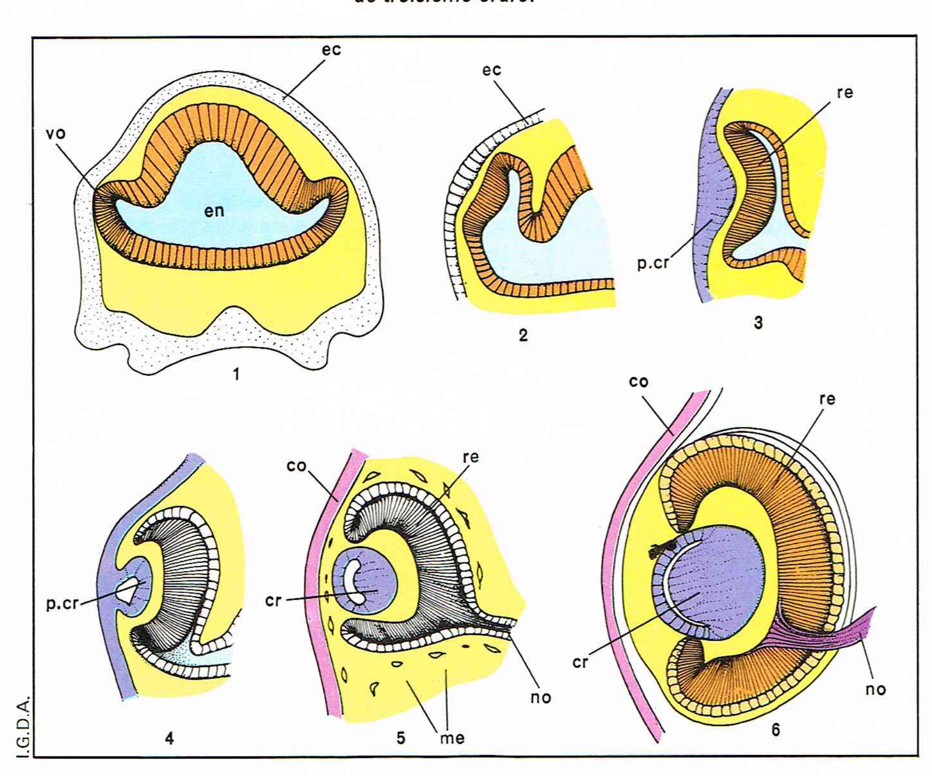
Inductions en chaîne

Pour étudier ce type d'inductions, nous traiterons du cas de l'organogenèse de l'œil des Amphibiens. Au stade du très jeune bourgeon caudal, deux évaginations, les *vésicules optiques,* se dessinent latéralement de part et d'autre du cerveau antérieur. Elles se rapprochent de l'ectoderme superficiel tandis que leur base s'étrangle en un pédicule, qui évoluera en nerf optique. La face externe de la vésicule se déprime en cupule. Le fond de la cupule s'applique contre l'ectoderme qui, à ce contact, s'épaissit en une *placode,* ébauche du cristallin. Cette placode



Blastula
lignée somatique
lignée germinale
ectoderme
ectoderme banal
épiderme
– épiderme
– glandes de la peau
• à mucus
• à venin
• sudoripares
• sébacées
• mammaires
– phanères
• écailles
• plumes
• poils
• ongles, griffes
• cornes
• émail des dents
– épithélium de la muqueuse buccale, nasale
– lobe antérieur de l'hypophyse
placodes sensorielles
– épithélium sensoriel nasal
– cristallin
– oreille
– ligne latérale
plaque neurale
prosencéphale
– télencéphale
– diencéphale
• rétine
• épiphyse
• lobe postérieur de l'hypophyse
mésencéphale
– mésencéphale
rhombencéphale
– métencéphale (cervelet)
– myélencéphale (bulbe)
moelle
– moelle épinière
crêtes neurales
– ganglions crâniaux, spinaux, sympathiques
– cartilages bronchiaux
– médullo-surrénale
– cellules pigmentaires
mésoderme
corde
corde
– corde (régresse)
manteau mésodermique
– somite
– vertèbres
– musculature axiale
– musculature des membres
– derme de la peau
– gononéphrotome
– rein
– médullo des gonades
– cortico-surrénale
– uretère, voies génitales
– somatopleure
– musculature de la face et de la mâchoire
– squelette des membres, des ceintures
– musculature des membres
– feuillet pariétal des cavités péricardique et péritonéale
– cortex des gonades
– splanchnopleure
– feuillet viscéral des cavités péricardique et péritonéale
– muscles viscéraux
– endocarde, myocarde
– endothéliums
– cellules sanguines
endoderme
endoderme
endoderme
– épithélium, bronches, trachée, poumons
– épithélum du tube digestif (œsophage, estomac, intestin)
– foie, pancréas
– vessie
gonies primordiales
– spermatogonies
– orogonies

s'invagine puis se détache de l'ectoderme pour constituer une *vésicule cristalline* logée dans la cupule. La vésicule évolue en un organe lenticulaire, le *cristallin*. L'aire ectodermique située au-dessus du cristallin s'amincit et se transforme en cornée transparente. Les phénomènes d'inductions découverts par Spemann en 1901 à propos de cette organogenèse constituent l'un des exemples les plus spectaculaires des *inductions de deuxième ordre et de troisième ordre*.



▲ *Étapes successives de l'organogenèse de l'œil chez l'Amphibien (schémas de coupes transversales pratiquées sur des embryons à différents stades du bourgeon caudal); co, cornée; cr, cristallin; ec, ectoderme; en, encéphale; me, mésenchyme; no, nerf optique; p. cr, placode cristalline; re, rétine; vo, vésicule optique.*

Chez le pleurodèle ou chez diverses grenouilles, si on pratique au stade du bourgeon caudal l'ablation des vésicules optiques sans léser l'ectoderme sus-jacent, l'animal sera aveugle et ne présentera pas de cristallin. La contre-épreuve est concluante : si on implante une vésicule optique sous l'ectoderme du flanc, un cristallin se différencie. Un facteur émanant de la vésicule optique est donc nécessaire pour que l'ectoderme sus-jacent se détermine en tant qu'ectoderme de cristallin. Cette induction est dite secondaire puisqu'elle provient d'un organe lui-même déterminé par l'inducteur primaire.

Des fragments de cristallin transplantés sous l'ectoderme du flanc induisent la formation d'une cornée locale. Il s'agit d'une induction du troisième degré. Si on ôte le fragment de cristallin quelques jours après l'opération, la cornée s'opacifie. Dans ce cas, il est donc nécessaire que l'inducteur agisse constamment.

L'exemple décrit permet de saisir que l'organogenèse se réalise progressivement par une chaîne d'inductions.

Différenciation cellulaire

La différenciation cellulaire est un processus de spécialisation structurale et fonctionnelle des cellules. Elle aboutit toujours à la transformation d'une cellule parentale en une multitude de cellules filles de morphologie différente. Cette évolution peut être observée également au niveau moléculaire. Il est fortement probable qu'elle peut être rapportée à un fonctionnement sélectif du génome des embryons.

Les différenciations morphologique, structurale et moléculaire (sécrétion d'enzymes et d'hormones) peuvent être mises en évidence dans la morphogenèse du pancréas de souris. Quant au rôle du noyau dans la différenciation cellulaire, il peut être analysé par des expériences de greffe nucléaire chez les Amphibiens.

Différenciation structurale et moléculaire

Le pancréas est une glande mixte, *exocrine* et *endocrine*. Les deux fonctions correspondent à des ensembles cellulaires distincts.

A l'état adulte, la portion exocrine du pancréas, qui est de beaucoup la plus volumineuse, est une glande en grappe localisée dans l'anse duodénale. L'unité structurale est l'*acinus pancréatique*. Parmi les acini exocrines sont disséminés de petits massifs sphériques, formés par des cellules disposées en cordons, délimitant entre eux des espaces occupés par des capillaires. L'ensemble de ces formations constitue la glande endocrine qui sécrète l'insuline et le glucagon.

L'organogenèse du pancréas débute au neuvième jour de la gestation (soit environ à la moitié de celle-ci) par une évagination de la paroi dorsale du tube digestif (au niveau du *cordon ombilical*) ; elle s'enfonce dans le manchon mésodermique du tube digestif. Ultérieurement, l'épithélium endodermique pancréatique se ramifie dans le mésoderme ; ainsi se trouvent formés les îlots endocrines et les acini exocrines. Au cours des derniers jours de la gestation, des grains de sécrétion attestent l'état différencié de la glande.

Tous les organes présentent trois types de protéines : les *protéines constitutives,* appelées de façon imagée *protéines de ménage,* qui sont reconnues dans toutes les cellules et correspondent à la machinerie métabolique commune ; les *protéines semi-spécifiques,* qui existent dans un nombre restreint de tissus ; les *protéines spécifiques* d'organes *(protéines de luxe),* qui ne sont décelées que dans une catégorie cellulaire.

Pendant l'organogenèse, de très petites quantités de protéines spécifiques peuvent être détectées dans le mélange de toutes les protéines cellulaires au moyen de diverses techniques chimiques et biologiques. Huit enzymes digestives et l'insuline sont étudiées quantitativement pendant cette période.

Trois étapes peuvent être reconnues (fig. 18') :

— La phase I, de *protodifférenciation,* pendant laquelle les produits de sécrétion sont présents dans les cellules du bourgeon d'organe mais à très faible concentration.

— La phase II, de *différenciation,* au cours de laquelle les concentrations en produits de sécrétion sont multipliées par 10^3 ou plus.

— L'étape III, de *modulation,* où les concentrations de toutes les enzymes et hormones sont ajustées par rapport aux concentrations normales de l'adulte.

Rôle du noyau dans la différenciation cellulaire

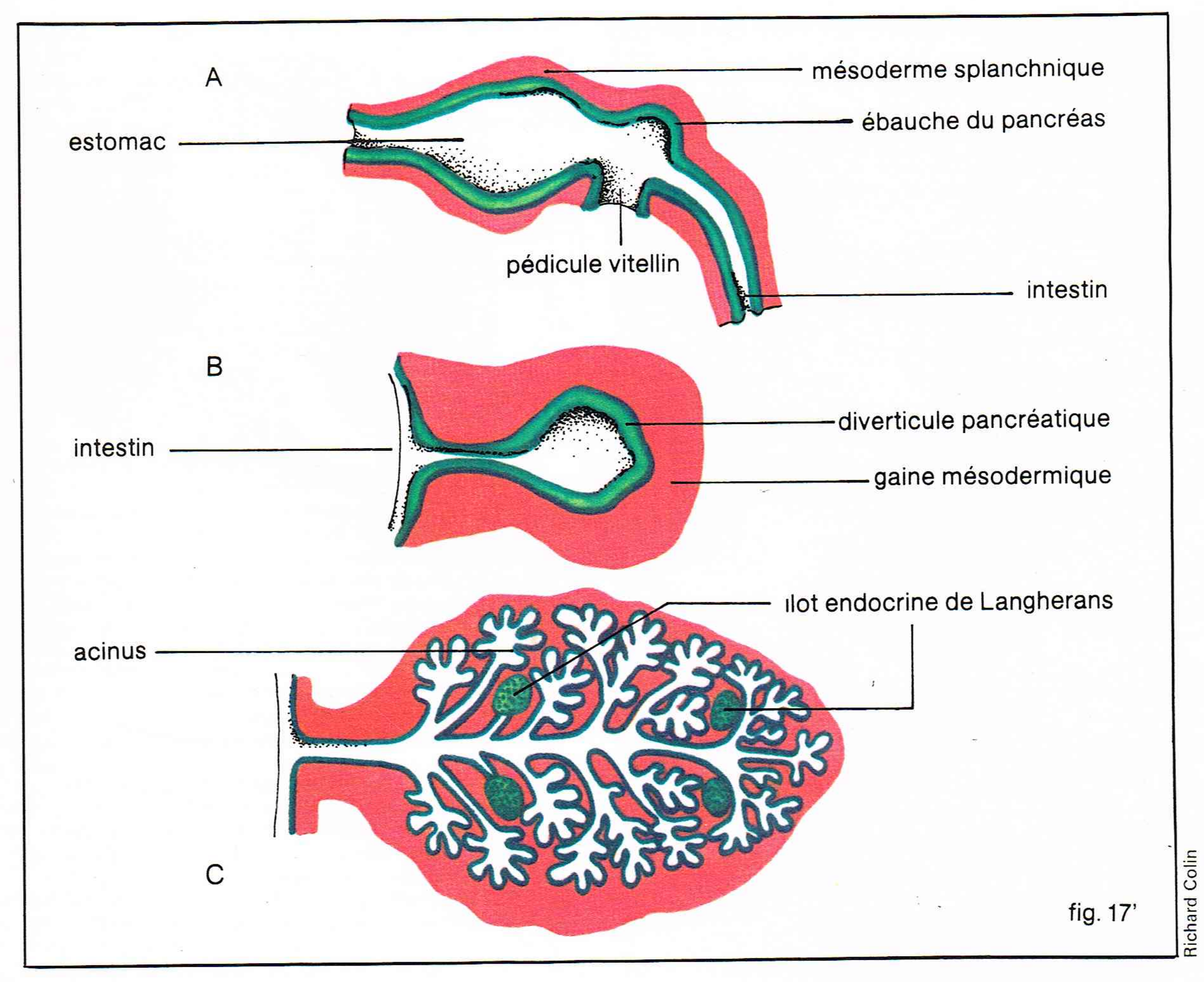
On conçoit généralement que la différenciation s'engage pour un groupe donné de cellules quand de nouveaux gènes bien définis de celles-ci sont activés et transcrits. La réalité de la transcription d'une partie nouvelle et spécifique du génome est étayée par des expériences d'inhibition de la transcription.

Si de l'actinomycine D est administrée à faible dose à des cultures de bourgeons pancréatiques prélevés sur des embryons au stade de la protodifférenciation, la synthèse des protéines totales est inhibée de 70 %. Les cellules de la culture restent saines et les protéines constitutives continuent à être sécrétées. Les protéines correspondant aux grains de sécrétions ne sont pas synthétisées. Cela prouve que les ARN messagers codant pour ces dernières sont transcrits seulement au stade de la protodifférenciation. Si le tissu est traité plus tard, il y a accumulation plus ou moins normale des grains de sécrétion. La traduction des ARN messagers transcrits pendant le stade de la protodifférenciation s'effectue.

Dans quelle mesure la mise en activité et la mise en sommeil de certains sites du génome sont-elles réversibles ou irréversibles ? Pour tenter de répondre à cette question, la technique utilisée est la greffe nucléaire. En 1952, Briggs et King l'ont mise au point chez *Rana pipiens*. Ultérieurement, cette technique fut étendue à d'autres espèces d'Amphibiens par les écoles de Gurdon et de Gallien.

Un œuf vierge est activé, son pronucleus détruit par piqûre ou par irradiation aux rayons ultraviolets ; ainsi se trouve préparé un cytoplasme récepteur. Le noyau à implanter est prélevé dans des cellules embryonnaires, des cellules de tissus différenciés, des cellules en culture de la même espèce que l'œuf receveur anucléé. A l'aide d'une micropipette, un noyau est injecté dans le cytoplasme préparé.

— Quand les noyaux sont prélevés dans une blastula, une forte proportion des œufs greffés sont capables de se développer et de donner une larve normale.



◀ ***Schéma de la formation du pancréas chez l'embryon de souris; bourgeon pancréatique au 9ᵉ jour de la gestation (A), au 11ᵉ jour (B) et au 15ᵉ jour (C).***

— Quand les noyaux sont prélevés dans des germes au stade de la gastrula âgée, de la neurula ou du bourgeon caudal, on peut encore obtenir une segmentation des œufs implantés, mais par la suite presque tous les embryons dégénèrent. Le pourcentage de réussite est variable selon les espèces; il est particulièrement élevé chez le xénope.

Ces expériences semblent donc établir que, au cours du développement, les noyaux acquièrent une différenciation et perdent leur capacité à diriger un développement embryonnaire complet.

Chez le xénope, Gurdon et ses collaborateurs ont pu obtenir le développement harmonieux de germes en greffant des noyaux provenant de tissus différenciés (épithélium intestinal de larves à l'éclosion). Il faut souligner, que dans ce cas, le pourcentage de réussite est très faible : sur 726 œufs opérés, seulement 2 adultes se sont développés. Une controverse s'est d'ailleurs engagée à propos de ce résultat entre les différentes écoles, certaines soulignant qu'à ce stade des *gonocytes* peuvent se trouver encore dans l'épithélium intestinal.

D'autres expériences ont été reprises par Gurdon et ses collaborateurs. Ils ont utilisé comme tissus donneurs du poumon, du rein, du cœur, de la peau d'adulte. Le noyau à implanter est prélevé sur des cellules en culture obtenues à partir de ces tissus. Les œufs se segmentent plus ou moins irrégulièrement dans un tiers des cas. Les noyaux des cellules des blastulas obtenues sont capables, après une seconde transplantation dans un œuf anucléé, de donner des têtards à l'éclosion dans moins de 10 % des cas.

Que peut-on conclure de ces résultats contradictoires?

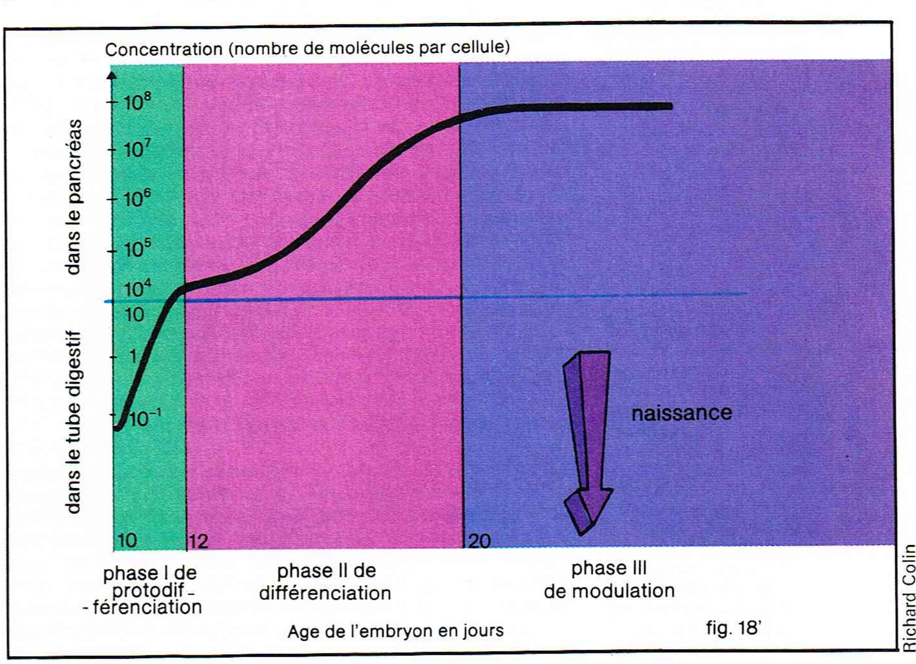
— Dans un pourcentage élevé de cas, il y a une restriction certaine de la capacité organisatrice des noyaux transférés quand ceux-ci sont prélevés dans des germes de plus en plus âgés.

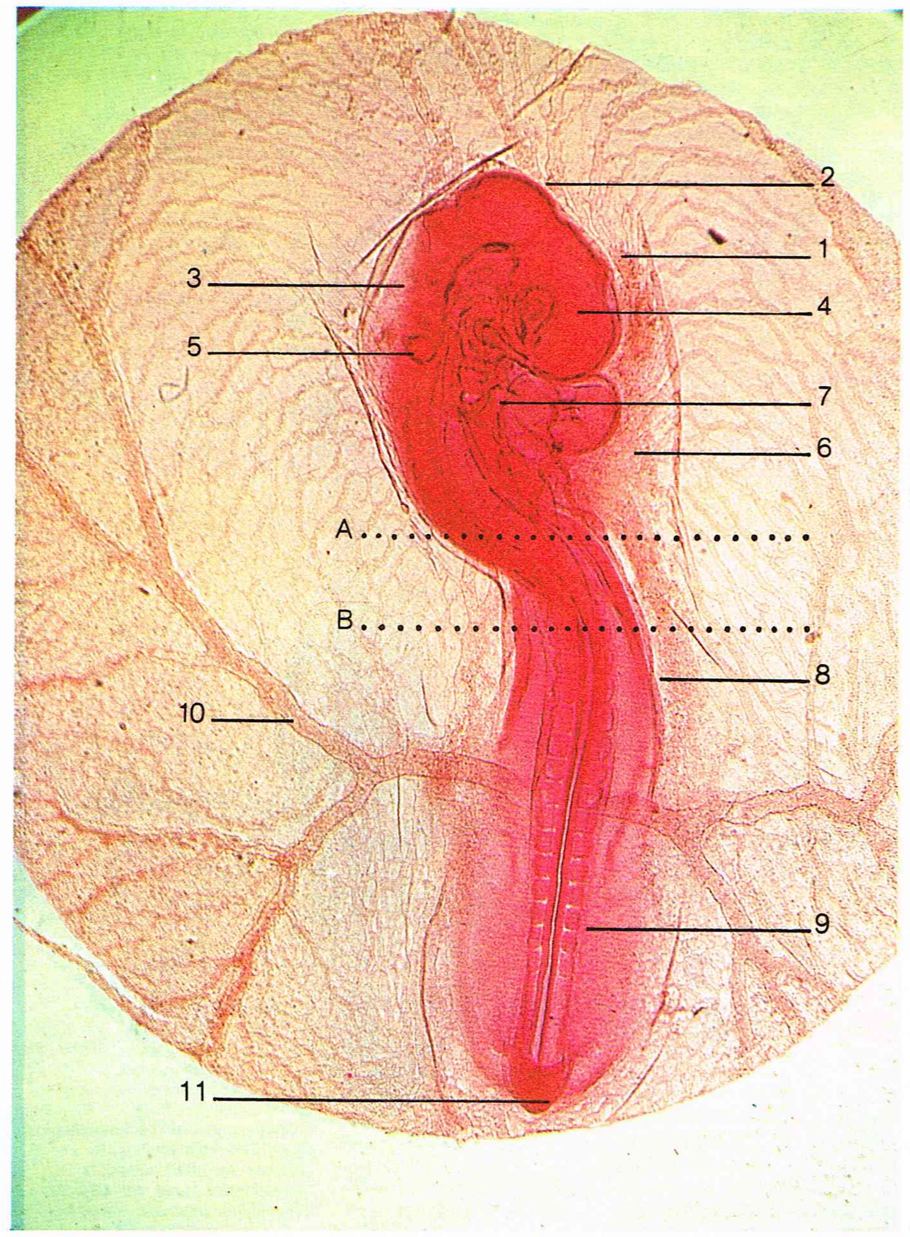
— Dans de rares cas, chez le xénope, la capacité organisatrice du noyau est conservée même quand celui-ci a vieilli. En termes plus précis, un noyau qui a fonctionné dans un individu adulte en présidant à la synthèse spécifique de kératine (exemple d'un noyau de peau) peut donner naissance par mitoses (pendant la phase de culture, puis pendant la phase de segmentation de la première transplantation) à des noyaux capables de synthétiser des ARN messagers propres à la gastrulation, puis à l'organisation générale d'un embryon.

A partir de ces résultats, il est possible d'envisager les phénomènes de différenciation au cours du développement de la façon suivante.

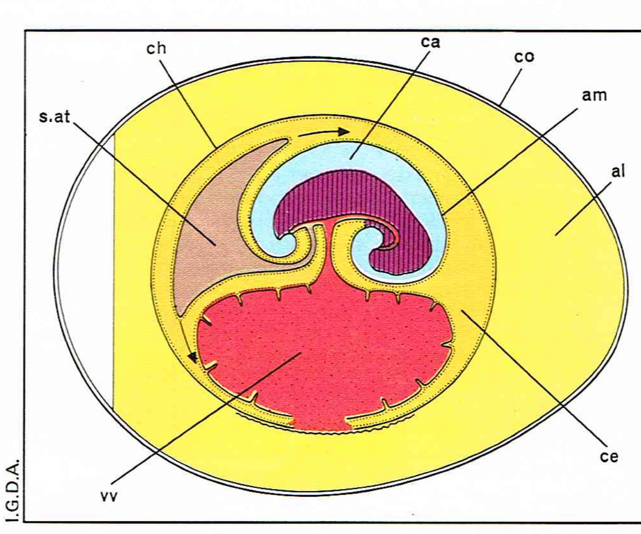
L'œuf fécondé dispose d'un noyau dont l'information est très largement réprimée. Il possède dans son cytoplasme une grande partie du matériel (ARNm, ARNr et

▼ ***Courbe d'accumulation de l'insuline dans le pancréas de l'embryon de souris, en fonction de l'âge : 3 phases sont discernables.***





D. Huchon



▲ *A gauche, embryon de poulet à 48 heures d'incubation (stade du bourgeon caudal) : A et B, niveaux des coupes transversales correspondant aux photos de la page ci-contre en haut. 1, diencéphale ; 2, mésencéphale ; 3, rhombencéphale ; 4, vésicule optique ; 5, vésicule otique ; 6, cœur ; 7, fentes branchiales ; 8, limites du capuchon amniotique ; 9, somites ; 10, vaisseaux vitellins ; 11, bourgeon caudal. A droite, schéma des annexes embryonnaires du poulet : s. at, sac allantoïdien ; ch, chorion ; ca, cavité amniotique ; co, coquille de l'œuf ; am, amnios ; al, albumen ; ce, cœlome ; vv, vésicule vitelline.*

protéines) nécessaire pour assurer le début du développement. Pendant la segmentation, l'essentiel de l'activité du noyau consiste en reproduction de l'ADN, les mitoses se succédant rapidement.

Dès le début de la gastrulation, des secteurs définis du génome embryonnaire sont transcrits en ARN messagers. A partir de ces ARN messagers sont synthétisées de nouvelles protéines, en particulier celles nécessaires au processus d'induction primaire. Ces secteurs sont à nouveau rapidement mis en sommeil. D'autres secteurs correspondant aux protéines spécifiques des organes sont différentiellement déréprimés suivant la localisation des groupes de cellules dans l'embryon. Il faut garder présente à l'esprit la part importante laissée aux hypothèses dans cette conclusion.

Annexes embryonnaires

Dans certains groupes zoologiques, le développement de l'embryon s'accompagne de la formation de *structures transitoires* : les *annexes embryonnaires*. Ce sont des expansions situées hors du corps de l'embryon et qui assurent soit la protection de celui-ci vis-à-vis des variations du milieu extérieur, soit les échanges métaboliques entre l'embryon et le milieu. Chez les animaux vivipares, les échanges métaboliques se font avec l'organisme maternel.

Particulièrement bien développées chez les Vertébrés terrestres et aériens (Reptiles, Oiseaux, Mammifères), les différentes annexes sont : le *sac vitellin*, ou *vésicule ombilicale*, le *cœlome extra-embryonnaire*, la *cavité amniotique* et le *diverticule allantoïdien*.

Annexes de l'œuf de poule

Le cœlome extra-embryonnaire

Dès le début de la morphogenèse, l'ectoderme et l'endoderme tendent à déborder l'aire embryonnaire proprement dite et à s'étaler sur le jaune. Entre ces deux feuillets se glisse le mésoderme. Il y a donc croissance des trois feuillets, au-delà des limites de l'embryon. Aucune discontinuité ne s'établit entre les zones embryonnaires et extra-embryonnaires de ces feuillets.

Dans la zone embryonnaire, tout d'abord, le feuillet mésodermique se clive en deux *lames latérales* : la *splanchnopleure*, qui recouvre l'endoderme, et la *somatopleure*, qui double l'ectoderme. Ces lames délimitent entre elles une cavité, le *cœlome embryonnaire*. Le clivage s'effectue aussi dans le mésoderme extra-embryonnaire. Ainsi un cœlome extra-embryonnaire prolonge le cœlome embryonnaire. Tous deux renferment un liquide séreux.

La vésicule vitelline

Le feuillet endodermique extra-embryonnaire tend à recouvrir le jaune. Ses cellules sécrètent des enzymes digestives capables de dégrader le vitellus en métabolites plus simples. La splanchnopleure extra-embryonnaire tapisse la face externe de l'endoderme. Des îlots sanguins, puis un réseau vasculaire s'y développent, permettant le transit des substances nutritives vers l'embryon.

Le tube digestif de l'embryon s'individualise par pincement de l'endoderme, d'abord au niveau de la région céphalique, puis au niveau de la région caudale. Quand le tube a pris nettement forme, celui-ci et la vésicule vitelline sont reliés dans la région moyenne par le *pédicule vitellin*, ou *canal ombilical*. Un peu avant l'éclosion (vers 19 jours), la vésicule vitelline se rétracte et s'incorpore à l'intestin de l'embryon. Il reste alors à peu près 1/3 du jaune. Ces réserves seront utilisées par le poussin durant les deux premières journées de sa vie, pendant lesquelles il ne s'alimente pas.

La cavité amniotique

La cavité amniotique commence à se former à partir de la trentième heure. En avant de la tête, l'ectoderme extra-embryonnaire et la somatopleure qui le double se soulèvent en un *repli amniotique* en forme de croissant qui encapuchonne progressivement la région antérieure de l'embryon. On peut saisir deux étapes successives de la progression latéro-dorsale et antéro-postérieure du capuchon amniotique céphalique par l'examen de coupes transversales pratiquées dans l'embryon et ses annexes. Vers 48 heures d'incubation, un *repli amniotique* caudal se dessine.

A quatre jours d'incubation, il se crée, par soudure des bords des deux capuchons, une chambre remplie d'un liquide séreux et dans laquelle baigne l'embryon : c'est la *cavité amniotique*. Le liquide de la cavité amniotique se forme aux dépens de l'albumen. On réserve le nom

d'*amnios* à la paroi interne du repli qui limite directement la cavité amniotique. L'amnios est donc composé de deux feuillets : l'ectoderme extra-embryonnaire, doublé d'une mince lame de somatopleure extra-embryonnaire. La paroi externe du repli amniotique (ectoderme extra-embryonnaire et somatopleure extra-embryonnaire) est la *séreuse,* ou *chorion;* elle s'appliquera contre la *membrane coquillière* de l' « œuf ». Entre la séreuse et l'amnios, s'étend donc une cavité entièrement tapissée par la somatopleure; il s'agit d'un diverticule du cœlome extra-embryonnaire.

La constitution de la cavité amniotique permet à l'embryon d'Oiseau de se développer dans un milieu aquatique. Ce milieu est constamment brassé par le jeu des fibres musculaires lisses différenciées dans la somatopleure. Ainsi sont évitées des adhérences néfastes à la croissance harmonieuse de l'embryon. La réserve d'eau que constitue le liquide amniotique est utilisée en fin d'incubation par l'embryon.

Le sac allantoïdien

A 60 heures d'incubation, en arrière du pédicule vitellin, apparaît une évagination de la paroi endodermique ventrale du tube digestif. Elle croît et repousse devant elle la splanchnopleure qui double extérieurement le tube digestif. C'est l'ébauche du *sac allantoïdien.* Ce diverticule se développe considérablement et envahit le cœlome extra-embryonnaire. Il est tapissé extérieurement par la lame mésodermique splanchnique, très vascularisée. La paroi du sac (endoderme et mésoderme) est l'*allantoïde.* Le sac allantoïdien s'applique localement contre le chorion, avec lequel il fusionne, constituant une membrane épaisse très vascularisée, l'*allanto-chorion.*

L'*allanto-chorion,* plaqué contre la membrane coquillière, assure les échanges respiratoires; il permet également à l'embryon d'absorber une partie des sels de calcium de la coquille. L'*allantoïde* joue un rôle dans l'absorption progressive de l'albumen. Enfin, c'est dans le sac allantoïdien que s'accumulent les déchets du métabolisme de l'embryon. A la fin de l'incubation, les résidus secs de l'excrétion sont éliminés avec l'allantoïde.

A l'éclosion, soit après 21 jours d'incubation, la coquille, devenue mince par suite de l'absorption d'une partie de ses sels minéraux par l'embryon, est cassée à coups de bec par le poussin. Celui-ci se dégage de ses annexes : l'amnios, l'allantoïde et le chorion restent accolés à l'intérieur de la coquille. Toute l'eau disponible de « l'œuf » a été utilisée pour le développement et le poussin éclôt à sec.

Annexes des Mammifères Placentaires

Les annexes embryonnaires des Mammifères sont organisées selon les mêmes plans généraux que celles des Oiseaux. La similitude est très grande chez l'ornithorynque (sous-classe des Protothériens). Ce petit Mammifère, de la taille d'un lapin, pond de un à trois œufs. Après une incubation d'une dizaine de jours, pendant laquelle la femelle reste sur son nid, les petits éclosent. Une semaine plus tard, ils sucent le lait maternel.

Chez les Mammifères vivipares, les variations que présentent les annexes embryonnaires sont plus ou moins importantes. L'œuf de ces animaux ne renferme pas de réserves vitellines et n'est pas entouré d'albumen. Le jeune se développe en parasite dans l'organisme maternel; des relations histologiques plus ou moins intimes s'établissent entre le chorion et la muqueuse utérine.

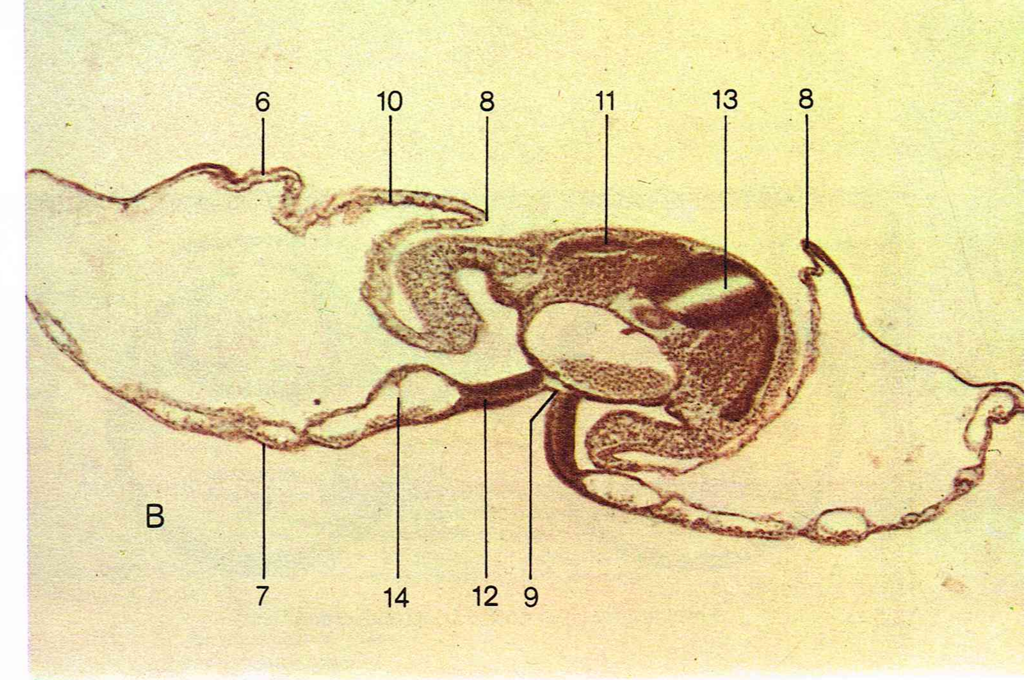
La vésicule vitelline

En dépit de l'absence de vitellus, il se forme une vésicule ombilicale, annexe qui apparaît en premier au cours du développement. C'est un sac rempli d'une sérosité. Cette annexe n'a aucun rôle nutritif. Au début de la vie embryonnaire, elle constitue le lieu où s'élaborent les hématies. Ultérieurement, au cours de la gestation, le foie prendra le relais pour cette fonction et la vésicule régressera.

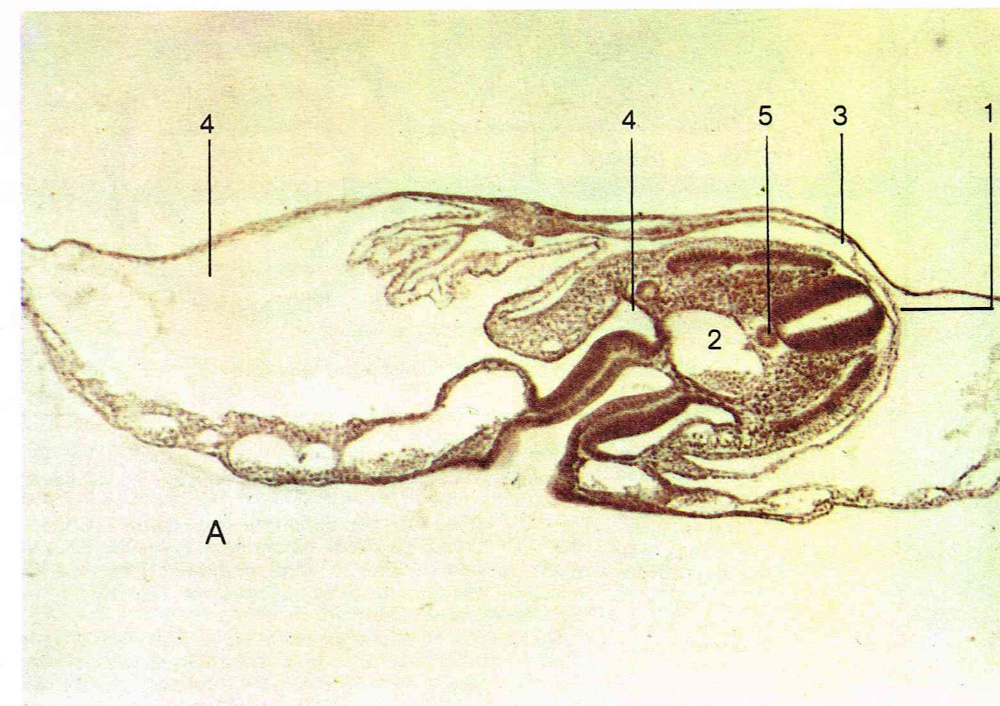
La cavité amniotique

L'amniogenèse débute très tôt et se réalise selon deux modes principaux.

– L'*amniogenèse par plissement* (lapin, porc, Ruminants, Carnivores). Cette modalité se déduit facilement de ce que l'on observe chez les Oiseaux. La couche extra-embryonnaire enveloppant le *lécithocèle* se soulève en un repli circulaire qui entoure le bouton embryonnaire. La

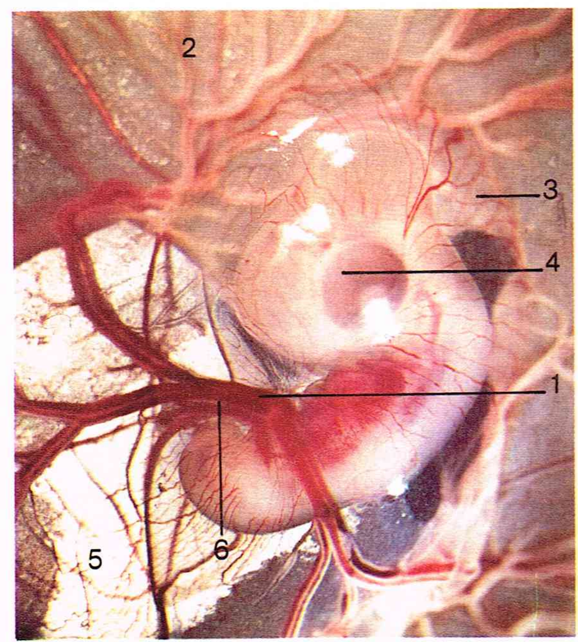


D. Huchon



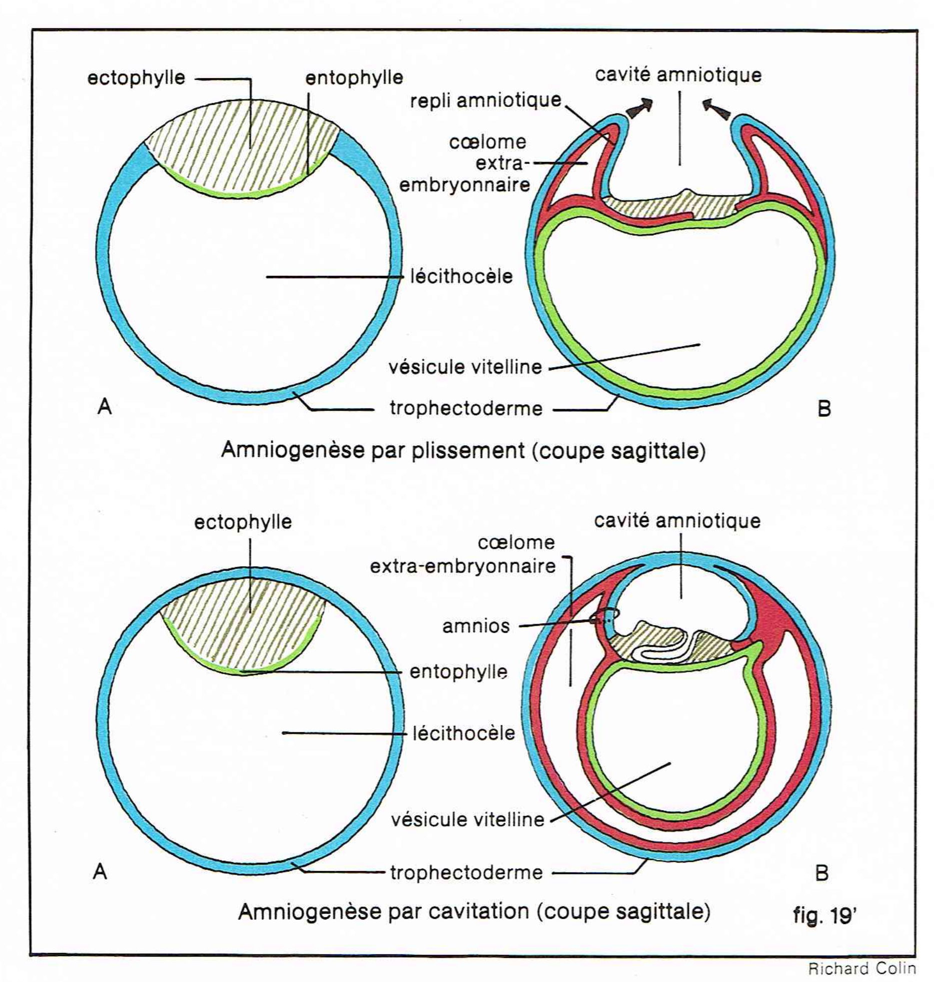
D. Huchon

▲ ***Coupes transversales (aux niveaux A et B de la photo de la page ci-contre) d'embryon de poulet mettant en évidence le mécanisme d'amniogenèse.***
1, amnios; 2, aorte; 3, cavité amniotique; 4, cœlome; 5, corde; 6, ectoderme; 7, endoderme; 8, repli amniotique; 9, repli endodermique du tube digestif; 10, somatopleure; 11, somite; 12, splanchnopleure; 13, tube neural; 14, vaisseaux vitellins.



P. Summ - Jacana

◀ ***Vue ventrale d'embryon de poulet photographié vivant (4-5 jours d'incubation).***
1, départ des vaisseaux vitellins; 2, lame d'endoderme extra-embryonnaire; 3, limite de la cavité amniotique; 4, œil; 5 et 6, sac et vaisseau allantoïdiens.



▲ ***Les deux principaux modes d'amniogenèse chez les Mammifères; en haut, amniogenèse par plissement; en bas, amniogenèse par cavitation.***

circonférence de ce repli se réduit progressivement au-dessus de l'embryon jusqu'à fermeture de la cavité amniotique (fig. 19').

— L'*amniogenèse par cavitation* (Insectivores, Chiroptères, Primates). La cavité amniotique se creuse directement au sein du bouton embryonnaire. Le mésoderme s'insinue très tôt sous le *trophectoderme* (fig. 19').

Le diverticule allantoïdien

Aux stades 14 somites chez le lapin, 6 somites chez le porc, avant l'apparition des somites chez l'homme, l'ébauche allantoïdienne émerge et repousse devant elle la splanchnopleure, qui, au cours de la gestation, jouera un rôle capital dans la nutrition de l'embryon. L'extension du sac allantoïdien est variable suivant les espèces : très développé chez les Carnivores, d'importance égale à la cavité amniotique chez les Ruminants, il est particulièrement réduit chez l'homme (fig. 20').

Le placenta

Le placenta est un *organe mixte embryonnaire et maternel* qui assure les fonctions de nutrition, de respiration et d'excrétion de l'embryon. Les échanges entre la mère et le fœtus qui se produisent au niveau du placenta sont intenses et *sélectifs* (ce qui assure la protection de l'embryon).

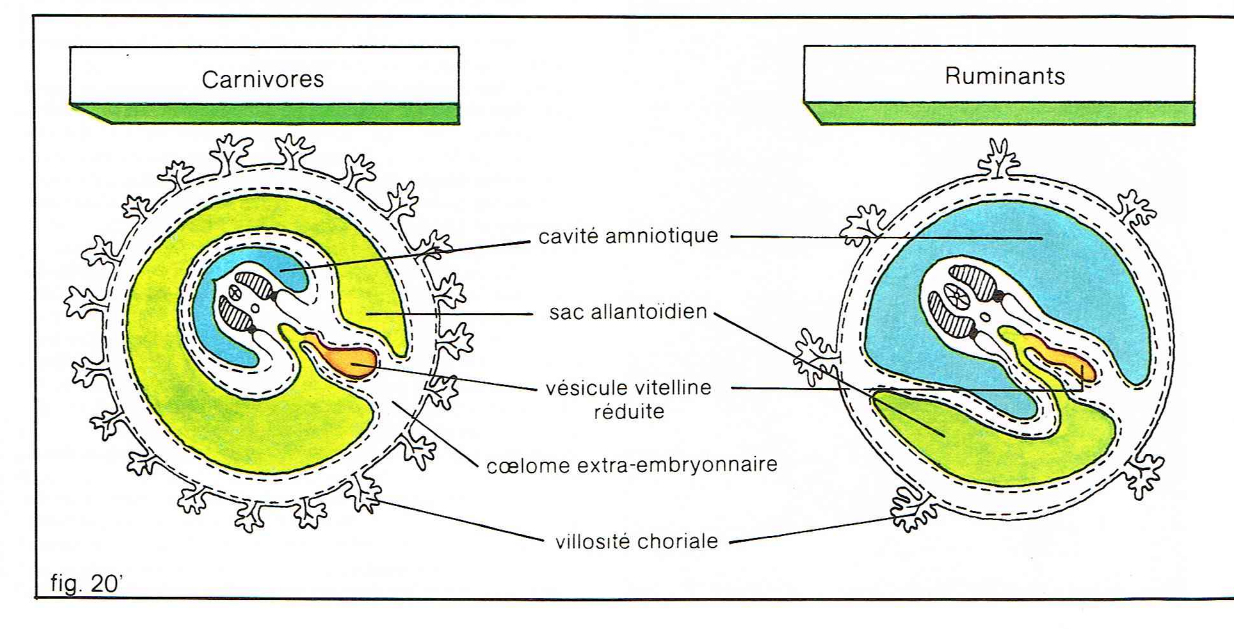
— Les Marsupiaux établissent la liaison entre les Mammifères Monotrèmes et les Mammifères Placentaires vrais. Dans ce groupe, le sac vitellin est encore très développé bien que ne renfermant pas de réserves nutritives. Il s'accroît jusqu'à venir en contact avec le chorion, contrairement au sac allantoïdien, lequel n'y parvient pas. L'ensemble formé par la paroi du sac vitellin plus le chorion s'accole à la muqueuse utérine pour former une zone d'échanges nutritifs. La muqueuse utérine sécrète un « lait » dont les constituants sont absorbés par le fœtus au niveau des vaisseaux qui irriguent le sac vitellin. La gestation dure peu de temps et le développement fœtal s'achève dans la poche marsupiale. Le grand kangourou roux a une gestation de cinq à six semaines. La larve ne mesure que 6 à 7 cm quand elle naît; à côté d'organes à peine ébauchés, elle présente des formations temporaires adaptées à sa naissance « prématurée » et au curieux voyage qu'elle doit effectuer pour gagner la poche marsupiale, où elle s'accrochera solidement à la tétine de la mamelle.

— Chez les Mammifères Placentaires vrais, le mésoderme allantoïdien, très irrigué, est toujours un élément essentiel du placenta. Les constituants fœtaux de ce dernier sont : l'*allantoïde externe* (feuillet endodermique + splanchnopleure) et le *chorion* (ancien trophectoderme + somatopleure). Le constituant maternel du placenta est la *muqueuse utérine*, ou *endomètre* (épithélium doublé de tissu conjonctif). Dans tous les cas le chorion se soulève en villosités plus ou moins engrenées dans les tissus maternels. Sa couche la plus externe prend un aspect syncytial.

Le contact entre les formations fœtales et maternelles est plus ou moins étroit selon les espèces. En effet, la muqueuse utérine peut se trouver érodée au contact des villosités du chorion : ainsi, les barrières séparant les capillaires embryonnaires et le sang maternel deviennent moins nombreuses.

● Chez la jument et la truie, il y a simplement juxtaposition des formations fœtales et maternelles intactes (fig. 21'). Entre les villosités choriales et les villosités maternelles s'accumule du *« lait utérin »* absorbé par le chorion. C'est là un type de placenta primitif (1).

● La couche externe du chorion provoque localement, au niveau des villosités, l'érosion de l'*épithélium* de la muqueuse utérine (fig. 21'). Ce type de placenta est observé chez les Ruminants (2).



▶ ***Divers degrés d'extension du sac allantoïdien chez les Mammifères; très développé chez les Carnivores, il l'est beaucoup moins chez les Ruminants et est très réduit chez l'homme.***

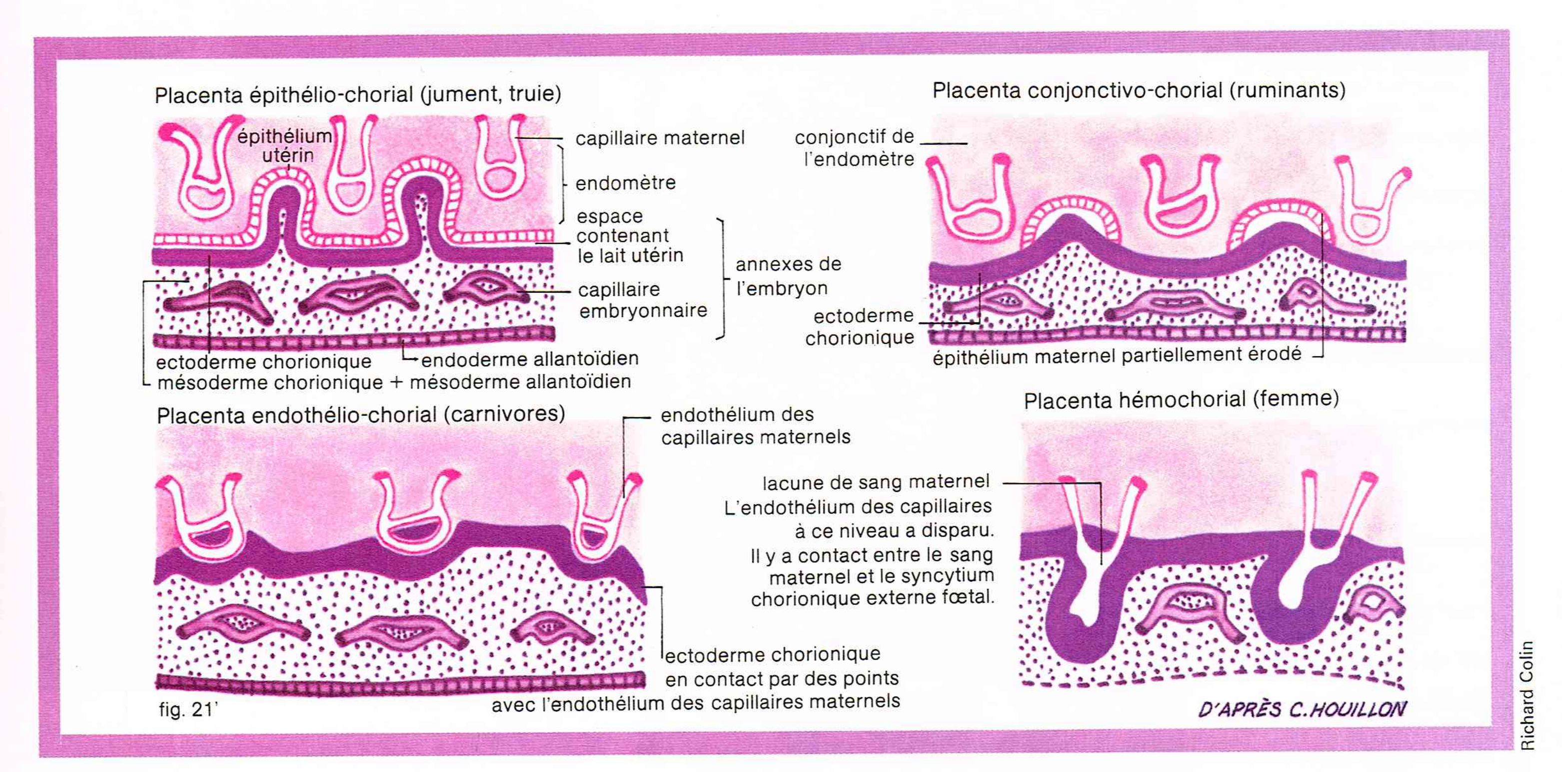


fig. 21'

▲ *Types de placentas chez les Mammifères vrais.*

● L'érosion locale de la muqueuse utérine concerne l'épithélium et le tissu conjonctif ; c'est ainsi qu'en certains points s'établit un contact entre le chorion et la paroi des vaisseaux sanguins maternels (chez les Carnivores) [fig. 21'] (3).

● Enfin, il peut y avoir destruction de la paroi de certains vaisseaux de l'endomètre. Dans ce cas, le chorion se trouve en contact direct avec le sang maternel (fig. 21'). Tel est le type de placenta de la femme (4).

Pour les types 1 et 2, les plus primitifs, il n'y a pas d'hémorragie à la mise bas. Dans les deux derniers cas (types 3 et 4), l'expulsion du placenta s'accompagne d'une hémorragie.

Parallèlement à cette évolution structurale, on assiste à une réduction spatiale de la zone de placentation à l'intérieur de l'utérus.

● Chez la truie, la placentation est *diffuse*. Les villosités sont réparties uniformément sur toute la surface du sac chorionique.

● Chez les Ruminants, les villosités sont localisées sur des plages, appelées *cotylédons*.

● Enfin, la zone de placentation peut être réduite à un *anneau* chez la chienne ou à un *disque* chez la femme.

Quelques notions de la physiologie du placenta seront évoquées à propos du développement embryonnaire de l'homme.

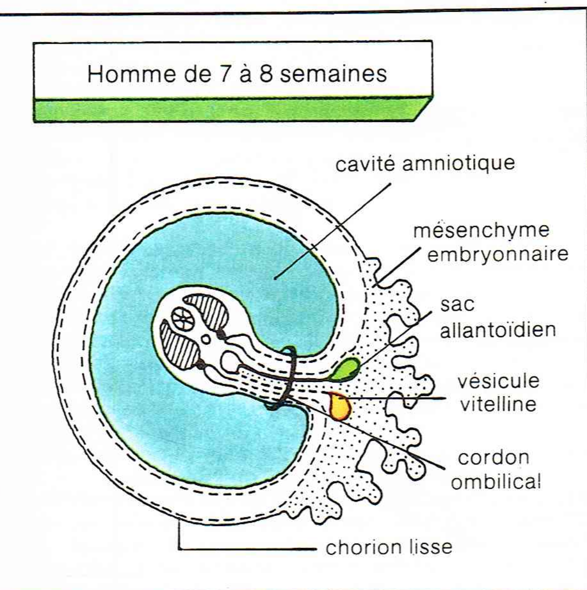
Développement embryonnaire de l'homme

La segmentation

Après la fécondation, l'œuf se segmente tout en poursuivant sa migration dans l'oviducte (trompe de Fallope) en direction de la cavité utérine. Cette migration est due essentiellement à un flux de liquide péritonéal, entretenu par les mouvements péristaltiques de la musculature de l'oviducte.

L'œuf pauvre en vitellus présente une segmentation totale, mais dès le premier clivage on observe souvent un blastomère plus gros que l'autre. Il est difficile de préciser si le premier plan de clivage est méridien, les globules polaires étant très mobiles sous les enveloppes de l'œuf. La suite des segmentations est assez irrégulière.

▼ *Descente dans l'oviducte de la femme de l'œuf fécondé et des premiers stades de segmentation : 1-2, fécondation ; 3-4-5, stades 2-3-4 blastomères ; 6-7, morula ; 8, arrivée dans l'utérus du blastocyste ; 9, début de la nidation du blastocyste.*



1
2
3
4
5
6
7
8
9
glandes utérines
myomètre
endomètre
Richard Colin
fig. 22'

conjonctif utérin
épithélium utérin
bouton embryonnaire
blastocèle
couche enveloppante
A

vaisseau sanguin maternel
trophectoderme
toit de la cavité amniotique
cavité amniotique
ectophylle
entophylle
B

hématies maternelles
lacunes sanguines du trophectoderme
mésoderme
lécithocèle
caillot de fibrine
fig. 23'
C

Richard Colin

▲ *Étapes de la nidation du blastocyste humain; A, blastocyste humain au 6e jour après la fécondation; B, germe au 8e jour; C, germe au 13e jour.*

Quatre jours après la fécondation, la morula (stade 16 cellules) pénètre dans l'utérus. Pendant deux jours, elle y mènera encore une vie libre. A partir du stade 32 blastomères, le germe présente deux formations cellulaires distinctes : d'une part, une masse de grosses cellules qui formeront le *bouton embryonnaire* et, d'autre part, une *couche enveloppante* de cellules aplaties. Cette morula baigne dans les sécrétions utérines. Du liquide est absorbé par le germe en plus grande quantité qu'il n'est nécessaire pour l'élaboration de nouvelles cellules. L'excès de liquide se rassemble à un pôle du germe, décollant ainsi le bouton embryonnaire de la couche enveloppante sous-jacente. Cette blastula est dénommée *blastocyste*.



C. Bevilacqua

La nidation

Six jours après la fécondation, le blastocyste entre en contact avec l'épithélium de revêtement de l'endomètre, dans la moitié supérieure de la cavité utérine. C'est au niveau du bouton embryonnaire que se produit l'accolement, et les cellules de la couche enveloppante s'insinuent entre les cellules de l'épithélium de l'utérus. Sous l'influence de sécrétions du blastocyste et d'enzymes du tissu utérin, le conjonctif de l'endomètre se dissocie; ainsi se crée une cavité où le blastocyste peut se loger. Les cellules de la couche enveloppante, que l'on appelle dès lors *trophoblaste* ou *trophectoderme*, prolifèrent. Elles se disposent en deux couches; l'interne est formée de cellules cubiques, l'externe, syncytiale, est très épaisse. Cette différenciation se produit à mesure que le matériel intéressé pénètre en profondeur dans la muqueuse. Dix à douze jours après la fécondation, le germe est situé tout entier dans le conjonctif de l'endomètre et l'épithélium s'est refermé au-dessus de lui (fig. 23').

Pendant la période de nidation, le diamètre du blastocyste s'accroît rapidement (0,4 mm à 10 jours; 2 mm à 14 jours).

La gastrulation

Constitution du germe diblastique

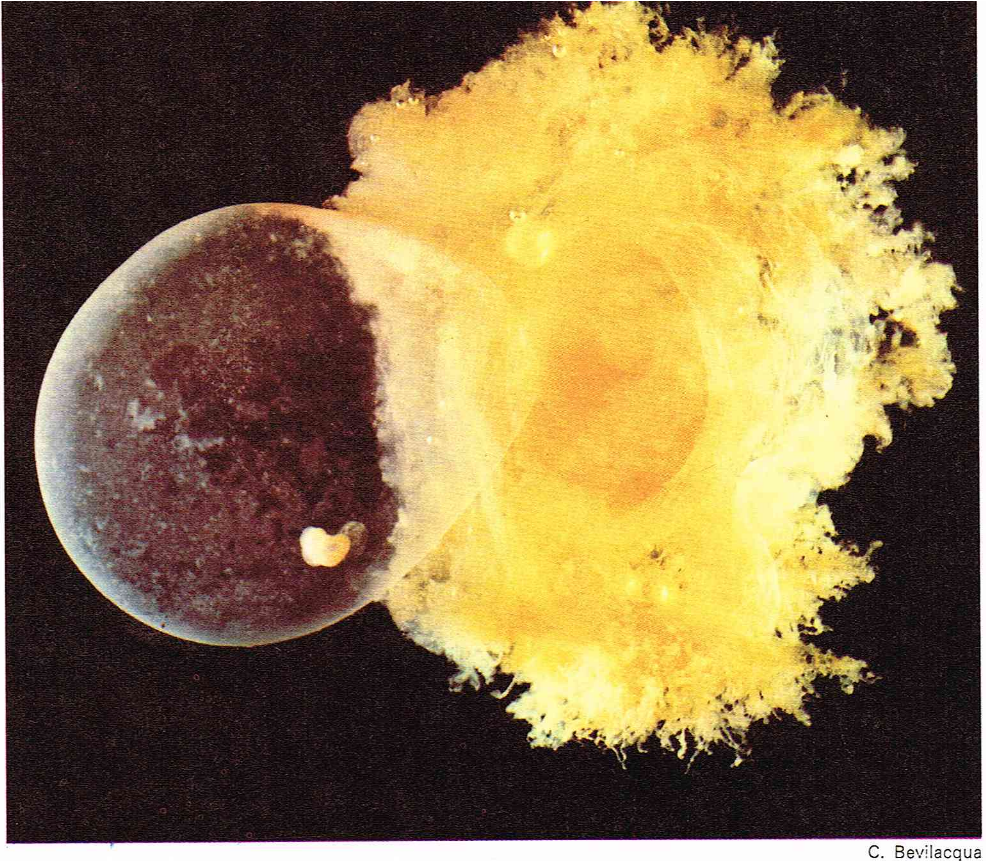
Entre le 7e et le 8e jour du développement se met en place, sur la face inférieure du bouton embryonnaire, une couche de petites cellules, dont l'origine exacte est mal définie. Elles constituent l'*entophylle*. Celui-ci recouvre la surface libre du bouton embryonnaire, puis s'étale progressivement sur la face interne du trophoblaste. Le bouton embryonnaire formé d'une couche de cellules plus hautes que larges constitue l'*ectophylle*.

On admet classiquement que l'entophylle est à l'origine de la plus grande partie de l'endoderme et que l'ectophylle est à l'origine de l'ectoderme ainsi que du mésoderme embryonnaires.

La formation des annexes embryonnaires est un phénomène si précoce dans l'espèce humaine qu'avant d'aborder les phases de la gastrulation, il paraît nécessaire de décrire brièvement l'amniogenèse. Il s'agit d'une *amniogenèse par cavitation*. La cavité amniotique apparaît au 8e jour du développement. Son toit est constitué par l'assise interne cellulaire du trophoblaste et son plancher par l'ectophylle de l'embryon. A ce stade, le *germe* est tout à fait comparable à un blastoderme diblastique de poulet. Il s'agit en effet d'un disque qui coiffe une ampoule remplie de sérosité, le *lécithocèle*.

Mise en place du mésoderme extra-embryonnaire

L'origine du mésoderme extra-embryonnaire est mal connue (entophylle ou trophoblaste). Il apparaît, au 10e jour, des cellules étoilées, anastomosées, lesquelles s'organisent en une nappe mince. Elles tapissent intérieu-

C. Bevilacqua

◀ *Sac embryonnaire (à gauche) et embryon (à droite) à la seconde semaine de vie intra-utérine.*

rement le trophoblaste et s'insinuent entre les cellules de la couche trophoblastique interne, au-dessus de la cavité amniotique. Ainsi, le toit de cette dernière se trouve délaminé en deux feuillets qui sont séparés par du mésoderme.

Gastrulation proprement dite, formation du germe à trois feuillets

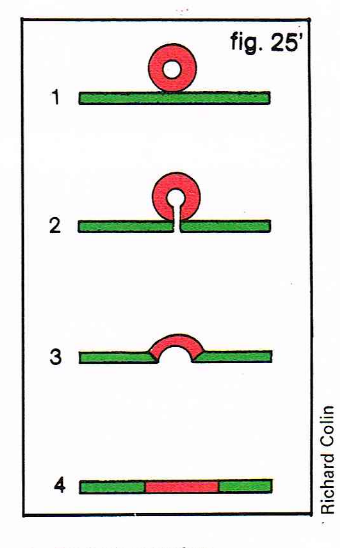
Elle s'effectue entre le 16ᵉ et le 20ᵉ jour. Les données dont on dispose à ce sujet sont encore fragmentaires, la carte des territoires présomptifs n'ayant pu être établie avec précision.

La ligne primitive se forme dans la région caudale du blastoderme et croît en direction antérieure. A ce stade, l'observation d'une coupe transversale pratiquée dans le germe au niveau de la ligne primitive permet de constater que du matériel de l'ectophylle converge vers celle-ci et s'insinue en profondeur pour se glisser entre l'ectophylle et l'entophylle. Ce matériel correspond au mésoderme embryonnaire (somites, lames latérales). Le nœud de Hensen a une structure différente de celle rencontrée chez le poulet. Il correspond à l'orifice d'une petite poche, au niveau de laquelle s'invagine le matériel cordal.

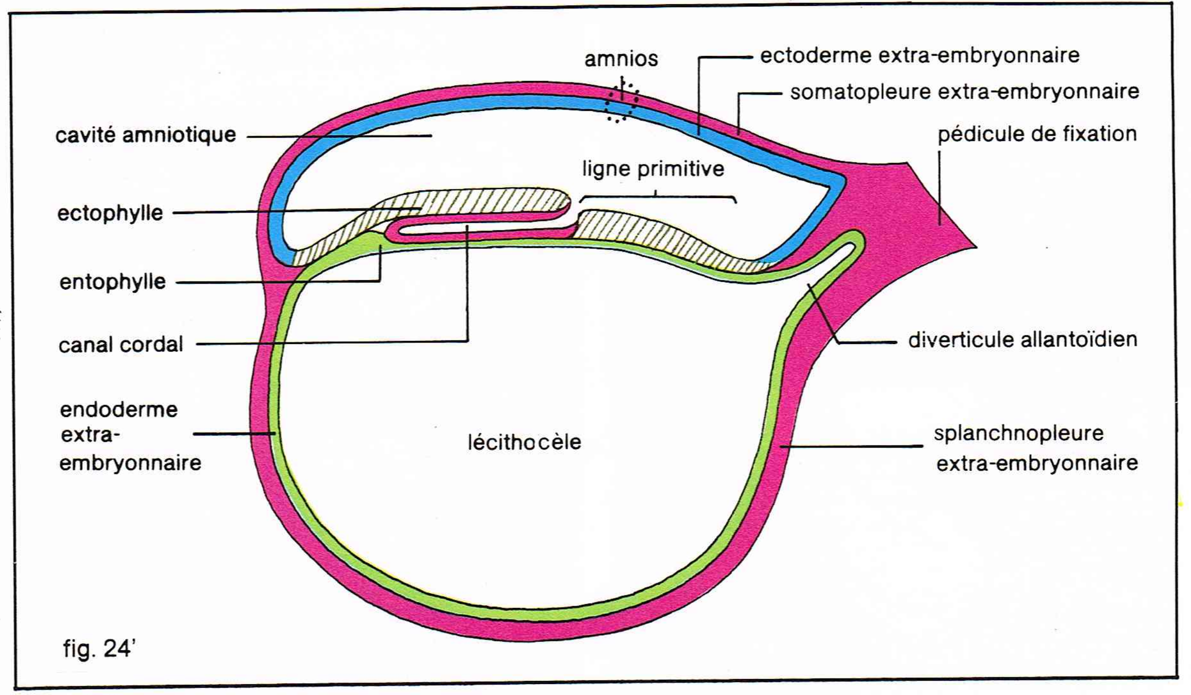
Aux 18ᵉ et 19ᵉ jours, corrélativement à l'extension générale du germe, le mouvement d'invagination du matériel cordal est cause de l'allongement en direction antérieure de cette petite poche, qui devient le *canal cordal*. Il y a donc homologie entre le canal cordal et le prolongement céphalique des Oiseaux. La paroi ventrale du canal cordal se soude à l'entophylle. Des fissures longitudinales de cette même paroi mettent le canal en communication, par endroits, avec le lécithocèle.

Au 20ᵉ jour, la ligne primitive régresse. La fissuration du canal s'est étendue à toute sa longueur. De ce fait, le tube s'est transformé en gouttière puis, par aplatissement de celle-ci, en une *bandelette cordale axiale*, bandelette en continuité latéralement avec l'endoderme embryonnaire.

Des cellules mésodermiques, initiales du système circulatoire, passées en profondeur au niveau de la ligne primitive, migrent au-delà du germe. Les unes, en arrière, se rendent auprès du diverticule allantoïdien (formé le 17ᵉ jour) et constituent des initiales de cellules sanguines. Les autres migrent en avant de l'aire embryonnaire et sont destinées à donner le cœur.



▲ *Transformation du canal cordal en plaque cordale chez l'embryon humain (18ᵉ, 19ᵉ, 20ᵉ jour).*



Richard Colin

◀ *Coupe sagittale d'un embryon humain au 17ᵉ jour.*

▶ *A gauche, vue dorsale d'un embryon humain au 21e jour après la fécondation. A droite, vue ventrale d'un embryon humain au 25e jour après la fécondation (stade 14 somites).*

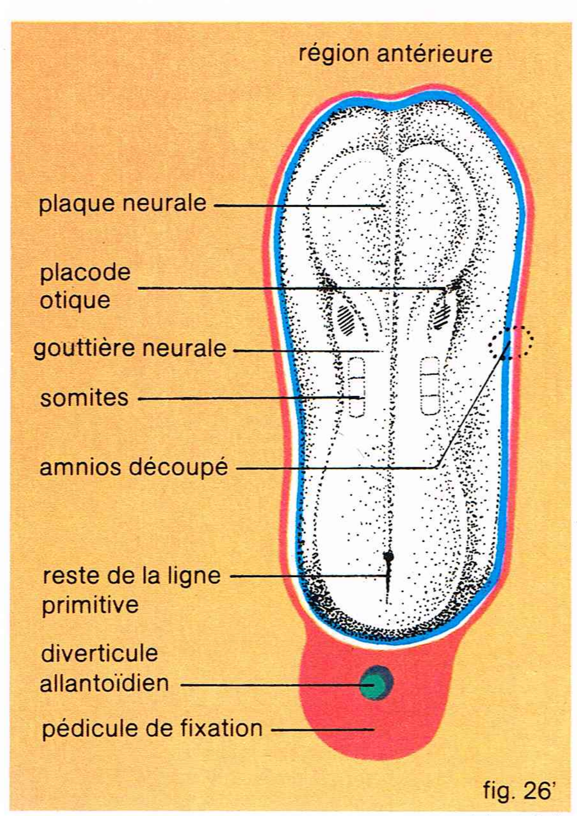


fig. 26'

Richard Colin

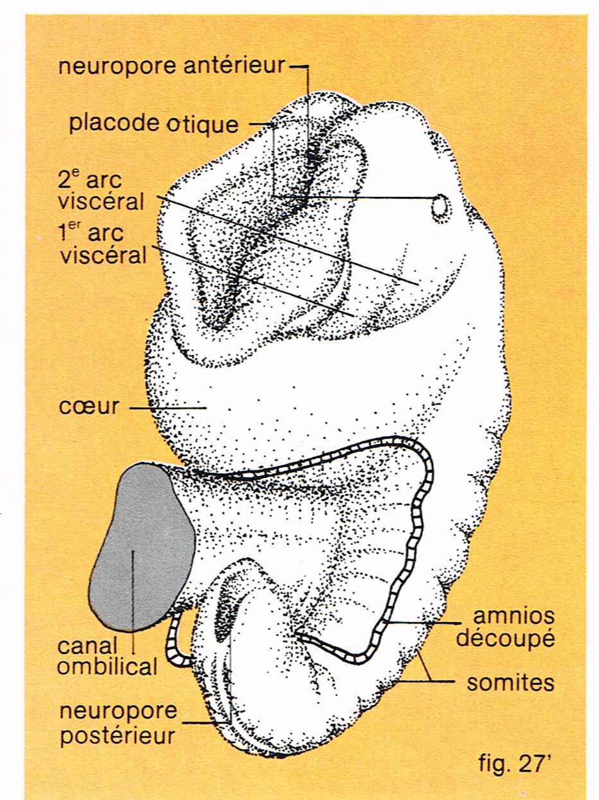


fig. 27'

Richard Colin

La gastrulation est achevée, les trois feuillets ecto-, méso-, et endodermique sont mis en place. Cependant, le matériel cordal ne se séparera définitivement de l'endoderme qu'ultérieurement.

Morphogenèse primaire et neurulation

La succession des phases morphogénétiques étant encore moins nette que dans le cas du développement de l'Oiseau, on constate des manifestations d'organogenèse proprement dite (l'évagination de l'ébauche thyroïdienne par exemple) bien avant que le tube neural soit complètement refermé.

Formation du tube neural

La plaque neurale apparaît au 18e jour sous forme d'un épaississement de l'ectoderme en avant de la ligne primitive. Ses bords se soulèvent pour former les bourre-

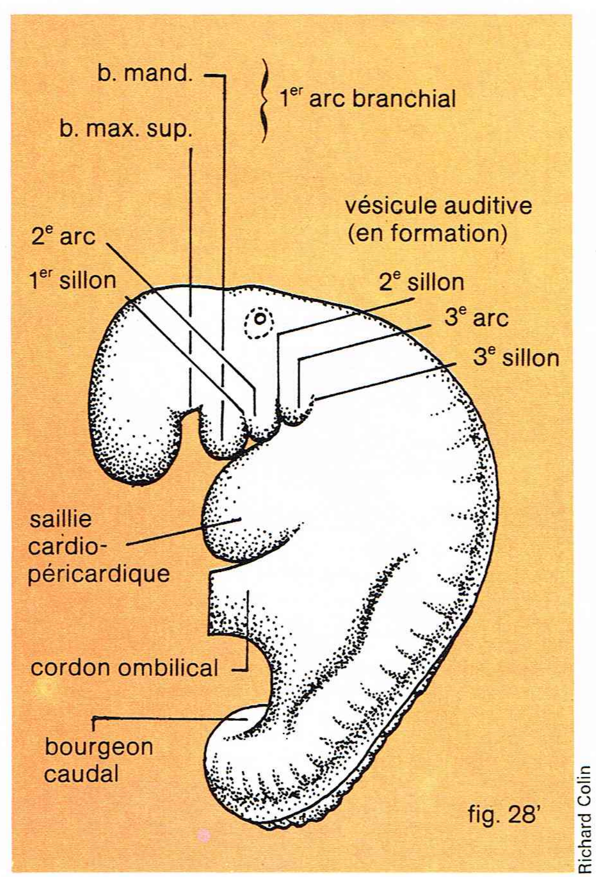


fig. 28'

Richard Colin

rhombencéphale
thyroïde
mésencéphale
bourgeon de poumon
estomac
cordon ombilical
foie
hypophyse antérieure
prosencéphale

fig. 29'

Richard Colin

▶ *Embryon humain âgé de 28 jours (stade de bourgeon caudal); à gauche, vue de profil; à droite, coupe sagittale.*

lets neuraux. Le processus de convergence de ceux-ci entraîne la formation de la gouttière neurale, très large et à bords très relevés dans la région céphalique. La soudure axiale des bourrelets neuraux débute au 21ᵉ jour dans la zone moyenne. L'embryon mesure à ce moment 2,4 mm. La progression de la fermeture du tube neural est plus rapide vers l'extrémité céphalique que vers l'extrémité caudale. Le neuropore antérieur est fermé au 26ᵉ jour, le neuropore postérieur au 28ᵉ jour (embryon à 24 somites). Quand le tube neural se ferme, les crêtes neurales se détachent de l'ectoderme et forment des amas cellulaires de part et d'autre du tube.

Ségrégation des ébauches du manteau mésodermique

Tandis que les bourrelets neuraux se soulèvent, le mésoderme latéro-dorsal s'épaissit et se métamérise. Le premier somite se dessine au niveau du cerveau postérieur, 20 à 21 jours après la fécondation. La segmentation progresse ensuite vers la région caudale. A la partie inférieure des somites, se détachent les *gononéphrotomes*. Le mésoderme latéral se clive en lames latérales qui s'étendent au-delà de la zone embryonnaire. La splanchnopleure double l'endoderme et se prolonge par la splanchnopleure extra-embryonnaire recouvrant le lécithocèle. La somatopleure double l'ectoderme embryonnaire et se met en continuité avec le mésoderme extra-embryonnaire amniotique. Un cœlome intra-embryonnaire se différencie.

Individualisation de la corde

Dans la région moyenne du germe, entre le 20ᵉ et le 23ᵉ jour, la corde dorsale s'isole de l'endoderme : elle se soulève du toit du lécithocèle en devenant plus étroite et plus dense, puis se détache de l'endoderme qui rétablit sa continuité sur la ligne médiane. Elle devient une tigelle pleine dont les cellules ont un aspect vacuolaire. Dans la région céphalique, la ségrégation du matériel cordal est plus tardive (22ᵉ au 27ᵉ jour).

Formation du tube digestif

Très tôt, l'endoderme antérieur, contenant encore le matériel cordal, se replie en une formation en doigt de gant : le *pharynx*. Ce reploiement est corrélatif d'un mouvement de bascule, en direction ventrale, des matériels ectodermique et mésodermique cardiaque situés en avant de l'embryon. Le pharynx, dès le 25ᵉ jour, émet ventralement l'*évagination thyroïdienne*. Dans la région moyenne de l'embryon, tandis que la corde s'isole, la lame endodermique se replie en gouttière, tout en restant en continuité avec le reste de l'endoderme extra-embryonnaire. Ainsi se forme l'ébauche de l'intestin. Les ébauches du pharynx et de l'intestin se joignent au niveau du futur œsophage. Là, l'*évagination pulmonaire* dorsale se dessine au 27ᵉ jour. Pendant la gastrulation (au 17ᵉ jour), l'endoderme émet le *diverticule allantoïdien* à la partie postérieure du germe.

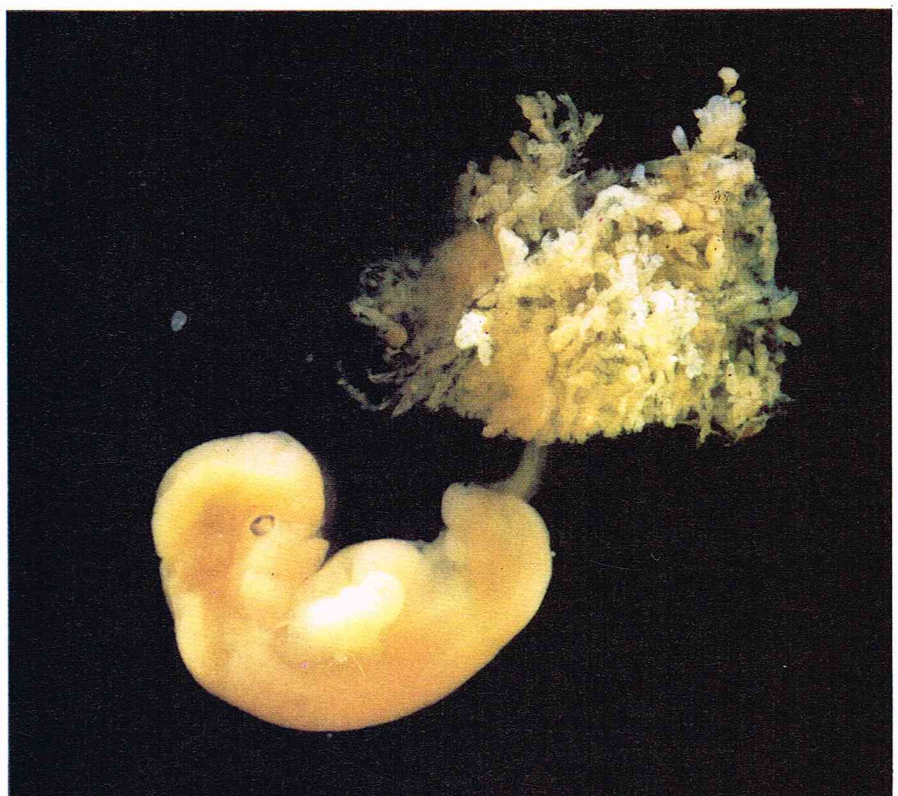
Prise de forme de l'embryon, stades du bourgeon caudal

Évolution de la région céphalique

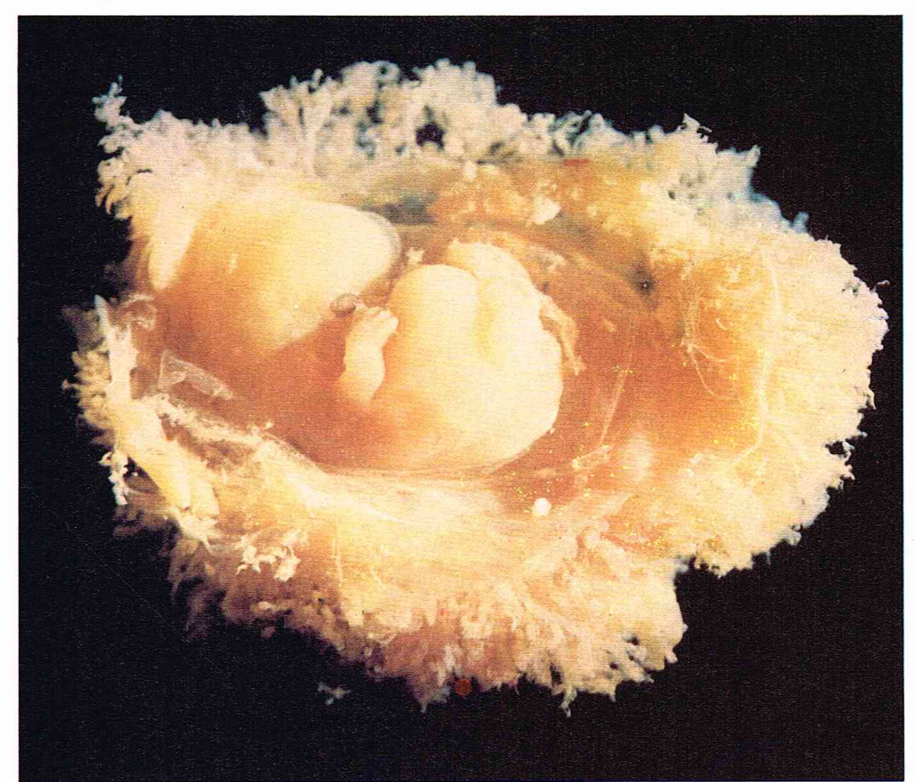
Pendant la fermeture du tube neural, les trois vésicules (prosencéphale, mésencéphale et rhombencéphale) s'individualisent. Le tube neural s'allonge plus vite que le cul-de-sac pharyngien; il en résulte une courbure très accentuée de la région encéphalique : la partie antérieure du cerveau se dispose perpendiculairement au grand axe de l'embryon. L'extrémité pharyngienne du tube digestif suit le mouvement de courbure.

Le grand développement du cœur, parvenu à ce stade en position ventrale, contribue à l'étranglement du cordon ombilical. Une lame de mésoderme, située en arrière du cœur, se dispose perpendiculairement au tube digestif : c'est l'ébauche du *diaphragme*. Le 25ᵉ jour, une évagination du tube digestif, le *diverticule hépatique*, pénètre dans cet amas de mésoderme.

L'appareil branchial s'édifie entre le 22ᵉ et le 32ᵉ jour. Ses éléments apparaissent successivement en débutant par les plus crâniaux. Quand l'appareil est complet, il compte *cinq poches endodermiques*. En regard des trois premières l'épiderme se déprime en quatre *sillons branchiaux*. *Six arcs mésodermiques* se développent. Ils sont séparés les uns des autres par un pincement du mésoderme au niveau des sillons branchiaux. Ces arcs comportent un élément squelettique, un élément musculaire et un circulatoire *(arc aortique)*.



C. Bevilacqua

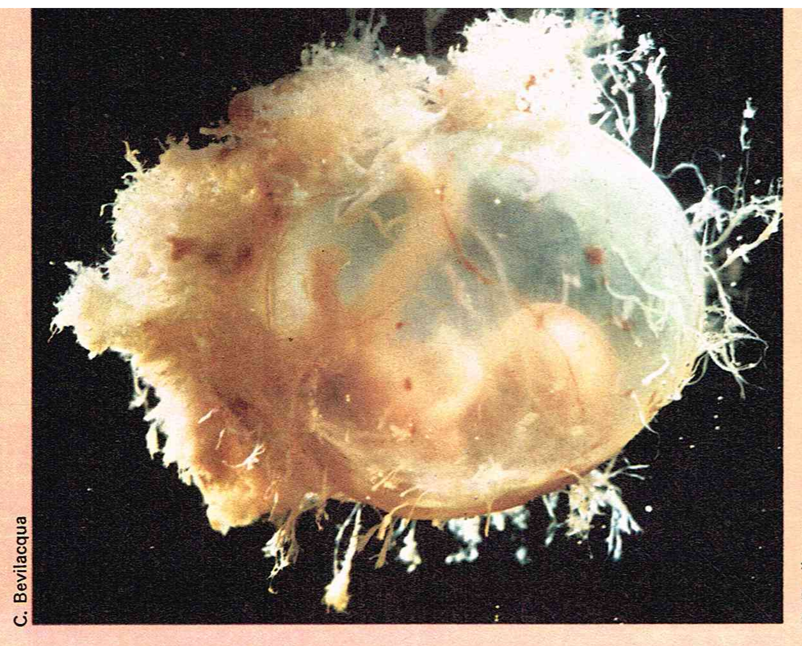


C. Bevilacqua

▲ ***Deux embryons humains âgés environ de 5 semaines (en haut) et de 6 semaines (en bas).***

Évolution de la région caudale

Une croissance beaucoup plus rapide du tube neural par rapport à l'ectoderme situé en arrière des vestiges de la ligne primitive amène ce dernier en position ventrale. Ce mouvement s'accompagne d'un reploiement de l'endoderme embryonnaire en une formation en doigt de gant. De ce fait, le diverticule allantoïdien s'allonge et sa partie proximale se trouve incorporée au corps de l'embryon : c'est la future vessie. A partir du matériel résiduel de la ligne primitive s'organise le *blastème de queue ;* l'embryon, alors âgé de 29 jours, mesure 3,8 mm et présente 24 somites. Par mode de croissance diffé-









▲ Fœtus humains : en haut, à gauche, au début de la 9e semaine ; à droite, sans les enveloppes. En bas, à gauche, à la fin de la 9e semaine ; à droite, à la 10e semaine.

rentielle, la queue s'allonge en décrivant une spire. Les bourgeons de membres postérieurs font saillie au 29e jour.

Évolution de la région moyenne

C'est la région du *canal ombilical*. On y observe deux tubes endodermiques qui relient l'intestin respectivement à la vésicule vitelline et au sac allantoïdien. Différents vaisseaux sanguins y sont localisés et assurent la liaison organisme maternel-embryon.

Un mois après la fécondation, l'embryon de l'homme est tout à fait comparable aux embryons des autres Vertébrés. A ce stade du bourgeon caudal, le germe présente des poches branchiales comme un embryon d'Amphibien.

« Métamorphose » de l'embryon en fœtus

Au cours du deuxième mois de la vie (38e ou 56e jour), l'embryon effectue une « métamorphose » comparable à celle que subit un têtard quand il se transforme en grenouille et passe de la vie aquatique à la vie terrestre.

La construction de la face est le processus le plus spectaculaire de cette période. Cette partie s'édifie à partir du matériel des deux premiers arcs branchiaux. Le premier arc (mandibulaire) est affecté à la mastication. Ses éléments squelettiques donnent les os maxillaires supérieurs et inférieurs, ses éléments musculaires les muscles masticateurs ; son nerf est le trijumeau (no V). Le deuxième arc branchial (hyoïdien) fournit la musculature superficielle de la face ; son nerf est le facial (no VII). Les deux premiers arcs contribuent également à l'édification de l'oreille moyenne et de l'oreille externe.

Par ailleurs, le tronc s'allonge légèrement, les membres se développent, le bourgeon de queue régresse. Le modelage des formes extérieures s'achève à la fin du deuxième mois ; l'embryon est devenu un fœtus.

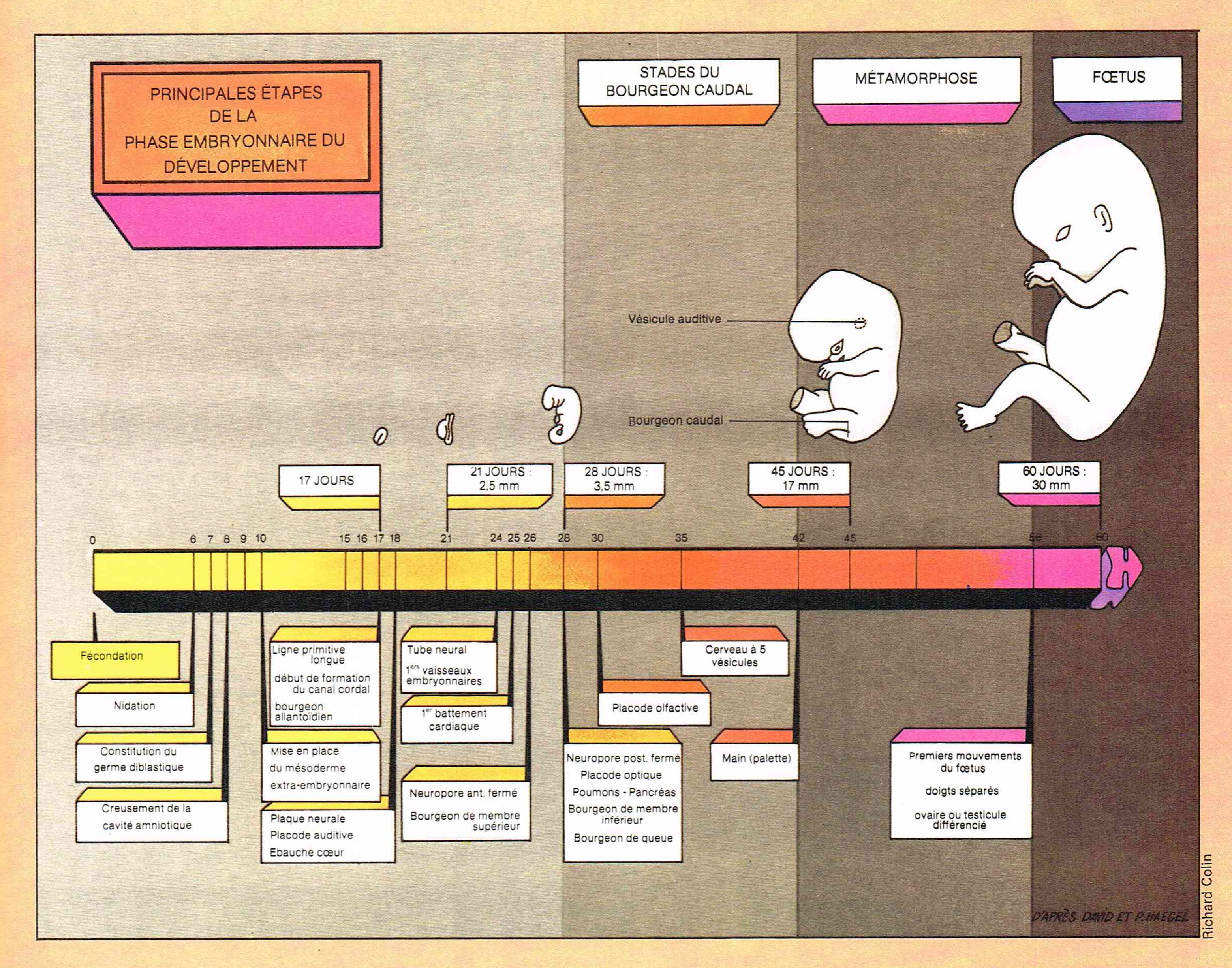
Pendant cette période de métamorphose, l'appareil circulatoire subit de profonds remaniements. Le cœur se cloisonne, incomplètement d'ailleurs (trou de Botal). Le quatrième arc aortique gauche se transforme en crosse aortique, le droit en tronc brachiocéphalique. Les arcs no 6 donnent les artères pulmonaires. Une communication entre l'artère pulmonaire gauche et l'aorte subsiste ; cette anastomose fonctionne pendant la vie fœtale. Dans le système veineux se produisent des remaniements importants concernant le réseau des veines vitellines et ombilicales au niveau du foie. La veine ombilicale gauche conduit au cœur le sang hématosé venant du placenta. Les ébauches des gonades se différencient en ovaires ou en testicules (50e-53e jour).

Par conséquent, deux mois après la fécondation, l'essentiel de la morphologie du fœtus est fixé. Pendant les mois suivants, il va s'accroître, et ses proportions vont se modifier, l'importance de la région céphalique allant diminuant.

Différenciation des annexes embryonnaires, formation du placenta

La cavité amniotique et le cœlome extra-embryonnaire

Nous avons déjà évoqué la formation de la cavité amniotique au 8e jour du développement. A la fin de la deuxième semaine, le mésoderme extra-embryonnaire se



▲ ***Tableau récapitulatif des principales étapes de la phase embryonnaire du développement dans l'espèce humaine.***

creuse d'un cœlome. La somatopleure s'applique contre le trophoblaste, l'ensemble constituant le chorion. Au niveau du bouton embryonnaire, elle tapisse extérieurement le toit de la cavité amniotique; ainsi se forme l'amnios. Un tractus de mésoderme suspend l'embryon au trophoblaste : c'est le *pédicule de fixation*. A la fin de la deuxième semaine, le cœlome extra-embryonnaire est la plus vaste cavité du germe. Son importance décroît ensuite au profit de la cavité amniotique, en expansion.

La vésicule vitelline

Entre le 13e et le 15e jour, la paroi du lécithocèle se trouve tapissée intérieurement par l'endoderme et extérieurement par la splanchnopleure extra-embryonnaire. Ce sac à triple paroi est une vésicule vitelline. Dans sa paroi mésodermique se différencient les ébauches de l'appareil circulatoire : les vaisseaux et les hématies.

Le diverticule allantoïdien

Pendant la gastrulation, en arrière de la ligne primitive, l'endoderme embryonnaire émet le *diverticule allantoïdien* qui s'engage dans le mésoderme du pédicule de fixation. Il progresse en direction du chorion mais ne parvient jamais à l'atteindre.

Le placenta

Le placenta humain se forme à la fin de la 2e semaine de la grossesse. Au 13e jour, la couche syncytiale du trophectoderme est en contact direct avec le sang maternel, car la paroi des capillaires de l'endomètre a été érodée localement. Dès le 15e jour, la surface de contact entre les formations embryonnaires et les lacunes sanguines du conjonctif utérin s'est accrue par le développement de villosités (fig. 31'), particulièrement développées dans la région située au-dessus de l'embryon. La nutrition du germe se fait par diffusion à travers le chorion de ce jeune placenta. En effet, la circulation embryonnaire n'est pas encore établie. Au cours de la 4e semaine, les vaisseaux allantoïdiens se développent dans la gaine mésodermique du diverticule allantoïdien. Ils se ramifient dans les villosités du chorion. Ainsi, les échanges sont facilités entre la mère et l'embryon.

A partir du 2e mois, commence le processus de réduction spatiale de la zone de placentation. Les villosités se développent beaucoup dans la zone du pédicule de fixation, tandis qu'ailleurs elles régressent. A la fin du 2e mois de la grossesse, le placenta est devenu discoïdal.

Le placenta humain, à terme, est un disque de 16 à 20 cm de diamètre; son épaisseur est de 3 cm. Sa face fœtale est lisse et c'est en son centre qu'est inséré le cordon ombilical. Sa face maternelle, examinée après rejet, est bosselée du fait de la présence de 15 à 30 chambres correspondant aux *arbres villositaires* (fig. 31'). En effet, chaque arbre flotte dans une chambre partiellement séparée des chambres voisines par des cloisons incomplètes. Ces chambres sont emplies de sang maternel. Le sang oxygéné pénètre dans cette lacune au niveau de l'extrémité distale de l'arbre villositaire. Il se glisse entre les ramifications de ce dernier, puis, devenu du sang non hématosé, il gagne la zone périphérique de la chambre et en sort par des branches de la veine utérine.

C'est au niveau du placenta que s'effectuent les échanges entre la mère et le fœtus. En outre, par sa fonction endocrine, le placenta joue un rôle actif dans le maintien de la gestation.

▼ ***Schéma de l'évolution du placenta humain : 1, au 13e jour; 2, au 15e jour; 3, au 21e jour; 4, à terme. Les flèches indiquent le sens du flux de sang maternel.***

— La *perméabilité placentaire*. La « membrane » placentaire séparant le sang maternel et le sang fœtal est constituée par le trophectoderme doublé de tissu conjonctif (mésoderme chorial et mésoderme allantoïdien) ainsi que par l'endothélium des capillaires fœtaux. A terme, son épaisseur peut être très réduite (2 μ), et sa surface est considérable du fait des arborisations des villosités et de la formation de microvillosités dans la couche externe du trophectoderme. Ainsi, les échanges sont facilités.

1
conjonctif de l'endomètre
trophoblaste
toit ectodermique de la cavité amniotique

2
capillaires maternels
hématies maternelles
mésenchyme extra-embryonnaire

3
capillaires fœtaux
ébauche d'arbre villositaire

4
villosité crampon
villosité libre
arbre villositaire
septum
chambre intervilleuse (lac sanguin maternel)

fig. 31'

Richard Colin

Les éléments nutritifs transitent, à ce niveau, en direction du fœtus. Les déchets du métabolisme azoté fœtal et le gaz carbonique sont rejetés dans le sang maternel (fig. 32'). Les processus requis pour ces échanges sont complexes : phénomènes de diffusion, transport enzymatique, pinocytose. Certaines substances toxiques (toxines microbiennes, alcool, médicaments, etc.) et certaines hormones (œstrogènes en particulier) ne sont pas arrêtées par la barrière placentaire (fig. 32') et peuvent agir sur le fœtus. Par contre, le passage de certains anticorps de la mère au fœtus peut être bénéfique pour ce dernier. Ils lui permettent d'acquérir une immunité passive qu'il conserve dans les jours suivant la naissance.

— La *fonction endocrine du placenta*. Dès que la nidation s'est achevée, le contrôle hormonal de la gestation est assuré par les hormones hypophysaires et ovariennes de la mère d'une part, et par des hormones sécrétées par le trophoblaste d'autre part. Ce dernier produit la *gonadotrophine chorionique,* dont l'action est semblable à celle de l'hormone lutéinisante hypophysaire (L.H.) [maintien du corps jaune ovarien]. La sécrétion de cette hormone par le placenta est décelable peu de temps après la nidation; elle atteint un maximum 60 jours après la fécondation puis devient rapidement très faible. *Œstrogènes* et *progestérone* sont également produits par le trophoblaste. Leur taux s'accroît progressivement pendant la grossesse. A partir du 3e mois, les stéroïdes placentaires sont assez abondants pour assurer, à eux seuls, le maintien de la gestation.

BIBLIOGRAPHIE

BALINSKY B.I., *An Introduction to Embryology,* W.B. Saunders Company, Philadelphie - Londres, 3e éd., 1970. - BEETSCHEN J.C., *l'Embryologie,* Que sais-je ?, P.U.F., 1974. - BERILL N.J., *Developmental Biology,* Mc Graw-Hill Book Co., New York, Dusseldorf, Londres, 1971. - DAVIDSON E.H., *Gene Activity in Early Development,* Academic Press Inc., New York, 3e éd., 1970. - DENIS H., *Précis d'embryologie moléculaire,* P.U.F., 1974. - DOLLANDER A. et FENART R., *Éléments d'embryologie, in Embryologie générale I,* Flammarion, Paris, 2e éd., 1973. - GALLIEN L., *Problèmes et concepts de l'embryologie expérimentale,* Gallimard, Paris, 1958. - HOUILLON C., *Embryologie,* Collection Méthodes, Hermann, Paris, 1967.

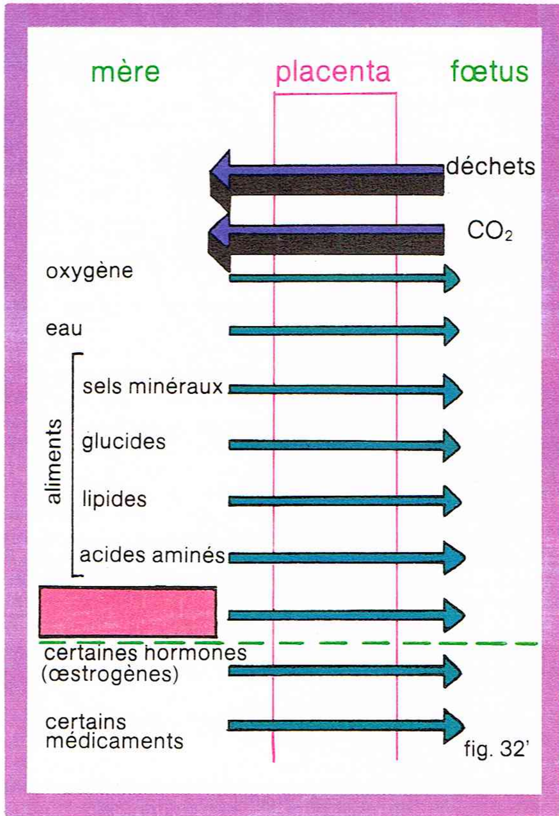


fig. 32'

Richard Colin

ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES

NOTION DE TISSUS

Nous présenterons brièvement ici les différents tissus animaux dont l'étude détaillée sera reprise dans chaque chapitre.

Tous les organes sont constitués par un assemblage de tissus de nature diverse. Selon la définition de Beaumont, « Un tissu est constitué par un ensemble de cellules différenciées de la même façon et assurant une même fonction. » On a l'habitude de classer les tissus selon leur fonction principale. On définit ainsi les tissus épithéliaux, conjonctifs, musculaires et nerveux.

Tissus épithéliaux

Initialement, chez l'embryon, tous les tissus épithéliaux ont une fonction de *revêtement :* ils recouvrent le corps ou tapissent la lumière des divers conduits digestifs, urinaires, etc., ainsi que les cavités cœlomiques. Ils sont donc d'origine *ectoblastique, endoblastique* ou *mésoblastique*. Secondairement, ces tissus de revêtement peuvent acquérir une *fonction glandulaire*.

On classe les *épithéliums de revêtement* en fonction de leur structure. Il existe des *épithéliums pavimenteux simples,* où les cellules forment une seule couche et sont plus ou moins aplaties. C'est le cas de l'épiderme de certains Invertébrés (méduses, ascidies, etc.). L'épithélium cœlomique, ou mésothélium, est de ce type, comme on peut s'en rendre compte au niveau de la cavité abdominale et de ses dérivés, tapissés par le péritoine, par le péricarde ou la plèvre du poumon. Dans les vaisseaux sanguins, on ne parle pas d'un mésothélium, mais d'un endothélium, terme assez mal choisi puisqu'il n'est pas endoblastique. A la surface du tégument des Invertébrés ou au contact de la lumière de la trachée des Mammifères, on trouve un *épithélium prismatique simple,* à cellules plus hautes.

L'épiderme de tous les Vertébrés est un *épithélium pavimenteux stratifié ;* il en est de même pour l'épithélium digestif.

Les cellules épithéliales peuvent être d'aspect très simple (c'est le cas de l'épithélium péritonéal) ; ou bien elles peuvent, durant leur maturation, acquérir des éléments très spécialisés qui donnent naissance, par exemple, à la kératine de la peau des Mammifères ou de l'œsophage des Rongeurs ; un épithélium de revêtement peut aussi contenir des *cellules de type glandulaire,* telles que les cellules à mucus de la peau des Poissons ou celles du côlon des Mammifères. Durant le développement de l'embryon, divers épithéliums de revêtement donnent totalement naissance à des *bourgeons glandulaires*. Les massifs épithéliaux qui en résultent présentent des morphologies très différentes, puisque les cellules glandulaires peuvent être groupées pour former des glandes simples, subsphériques ou digitiformes, ou encore des glandes plus ou moins ramifiées ou lobulées.

La *nature du produit de sécrétion* est éminemment variable : la sécrétion est essentiellement *lipidique* dans le cas des glandes sébacées ; elle est *muqueuse* dans les glandes de la peau des Amphibiens mais elle est aussi *protéique*. Chez les Mammifères, certaines glandes sont mixtes (glande salivaire parotide : muqueuse-séreuse).

Tissus conjonctifs

Les tissus conjonctifs ont, dans l'ensemble, une *fonction de soutien*. Le *conjonctif sensu stricto* est un tissu d'emballage qui tapisse, protège, nourrit et, tout compte fait, soutient les tissus épithéliaux, musculaires et nerveux. Le *conjonctif squelettique* remplit une fonction de soutien prééminente. Cependant, le *tissu hématopoïétique* ne soutient rien du tout, pas plus que le sang dont il élabore les éléments... Ces tissus ont un point commun : on trouve, entre les cellules qui les constituent, des *éléments fibrillaires* plus ou moins développés ; les fibres (collagène, élastine ou réticuline) sont extrêmement abondantes dans le derme de la peau d'une vache, par exemple, et on en trouve certaines au sein de la moelle osseuse qui fabrique les cellules sanguines. Dans tous les cas, on trouve aussi entre les cellules une *substance fondamentale* plus ou moins dense qui contient des mucopolysaccharides et des protéines en proportions variables. En extrapolant, on peut estimer que le sang lui-même est un tissu conjonctif.

Le conjonctif *sensu stricto* contient essentiellement des fibres ; le tissu cartilagineux, initialement fibreux, comporte une substance fondamentale glycoprotéique abondante ; le tissu osseux, initialement fibreux lui aussi, s'imprègne rapidement de sels minéraux ; le tissu sanguin comporte une substance fondamentale exclusivement liquide : le *plasma,* dont la constitution est extrêmement complexe.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Épithélium de revêtement de type pavimenteux stratifié (œsophage humain) [coloration topographique].*

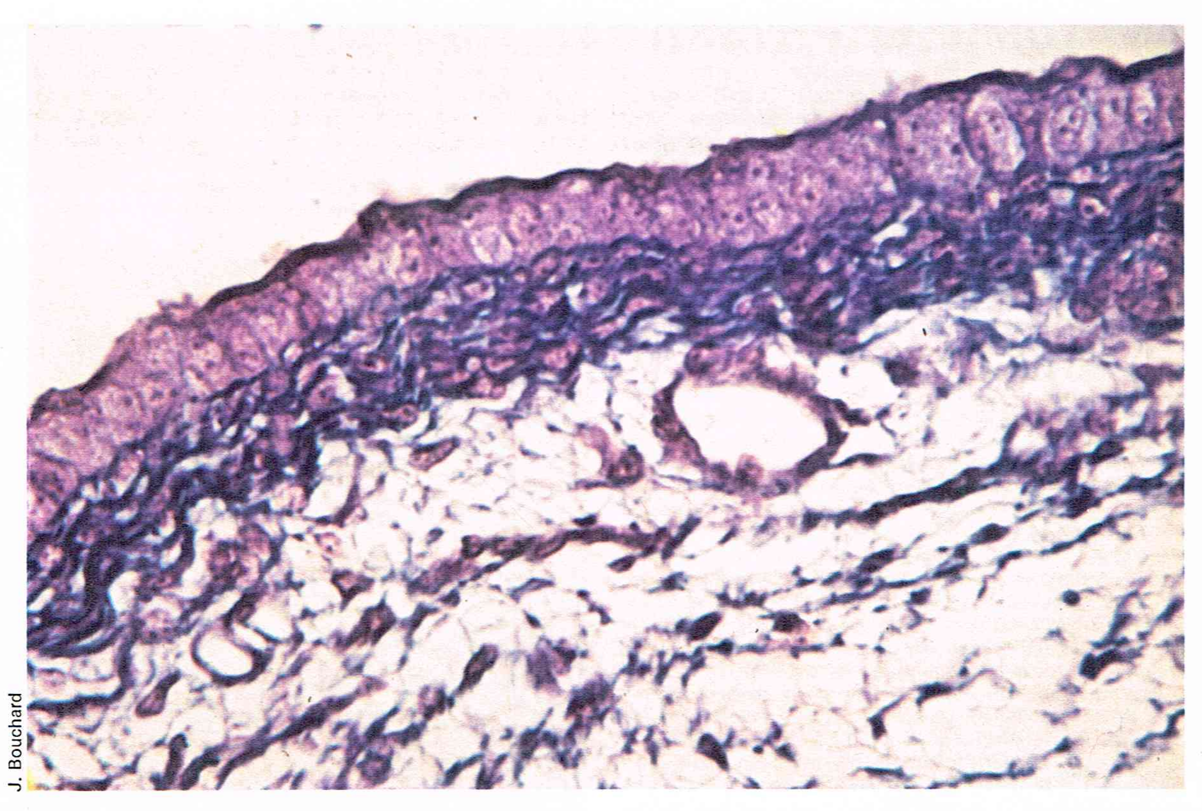
Les cellules du conjonctif (mésoblastiques ou mésenchymateuses) ont une parenté commune ou, du moins, très voisine, qui se manifeste souvent dans leur comportement. Nombre d'entre elles peuvent migrer au sein du tissu dont elles sont les éléments normaux, ou des autres tissus conjonctifs qui sont à leur voisinage. On trouve dans le conjonctif « banal » des cellules migratrices d'origine sanguine ou même médullaire ; dans certains cas, leur accumulation peut être considérable : les *lymphocytes* et les *polynucléaires* s'accumulent au niveau des foyers d'irritation ; il en est de même pour les *mastocytes* ou les *plasmocytes*. Le cartilage et l'os se forment puis se trouvent remaniés chez l'embryon, grâce à l'apposition de fibroblastes du conjonctif banal qui migrent pour venir au contact du squelette.

Tissus musculaires

Les cellules musculaires sont contractiles. Elles contiennent des myofibrilles, dont la structure peut être homogène ou bien striée ; on parle de *musculature lisse* et de *musculature striée*. Dans le premier cas, il s'agit des fibres musculaires qui permettent les mouvements de l'intestin et de l'appareil respiratoire ainsi que les contractions des vaisseaux sanguins ou de l'appareil urogénital ; il s'agit alors de contractions réflexes involontaires. Les muscles striés sont à contraction volontaire, sauf dans le cas du myocarde, tissu musculaire cardiaque. La musculature striée permet les mouvements du corps et, en particulier, des membres : c'est pourquoi, chez les Vertébrés, on utilise le terme de musculature squelettique. Notons que la musculature squelettique se contracte aussi de manière involontaire : il existe des réflexes dits de posture dont l'arc ne parvient pas au cerveau ; ce sont, par exemple, les mouvements automatiques, tels ceux de la marche.

◄ *Page ci-contre à droite, échanges au niveau placentaire entre la mère et le fœtus.*

▶ *Tégument d'embryon de poulet au 13e jour d'incubation. L'épiderme* (épithélium) *recouvre le derme, dont la couche superficielle est formée d'éléments* conjonctifs *très serrés, la couche profonde étant lâche et vascularisée (on voit ici des sections transversales de capillaires).*



J. Bouchard

Dans un muscle, les fibres, plus ou moins groupées en faisceaux, sont emballées dans un tissu conjonctif richement vascularisé.

Tissus nerveux

Ils dérivent de l'ectoblaste et sont formés de cellules d'aspect très variable, ou *neurones,* qui comportent un nombre plus ou moins grand de prolongements, ou *fibres nerveuses;* les prolongements qui drainent l'influx nerveux vers le neurone sont des *dendrites;* le prolongement qui conduit l'influx vers d'autres cellules est un *axone*. L'extrémité des fibres forme des *synapses* avec les cellules fonctionnellement associées au neurone. Les tissus nerveux sont généralement bien vascularisés.

LE TÉGUMENT DES VERTÉBRÉS

Le tégument, ou peau des Vertébrés, recouvre toutes les surfaces exposées du corps, y compris la partie visible de l'œil (conjonctive transparente) et la membrane tympanique de l'oreille moyenne des Tétrapodes. Il est en continuité directe avec les muqueuses au niveau des lèvres, des narines, de l'anus, des orifices génitaux et urinaires. Il est toujours formé de l'association de deux tissus, l'un, superficiel, d'origine épiblastique : l'épiderme, l'autre, profond, d'origine mésoblastique : le derme. Différentes structures spécialisées peuvent se développer aux dépens de l'épiderme (phanères cornés et glandes cutanées) ou du derme (formations squelettiques diverses).

L'énorme surface de contact direct de la peau avec le milieu extérieur (1,5 à 2 m² chez l'homme) lui permet de remplir de multiples fonctions. Les récepteurs sensoriels dispersés au niveau de la peau informent l'organisme sur les conditions du milieu (sensibilité extéroceptive générale). La peau joue un rôle protecteur éminent : elle constitue une ligne de défense ininterrompue contre l'invasion bactérienne ou celle d'autres micro-organismes; elle protège les structures internes contre les agressions physiques ou chimiques de l'extérieur; elle participe à l équilibre hydrique du corps, en prévenant une trop grande perte d'eau (Vertébrés marins ou terrestres) ou une trop grande entrée d'eau (Vertébrés d'eau douce). A ces fonctions principales s'ajoutent d'autres rôles importants : dans la régulation thermique, en particulier chez les homéothermes (évaporation de la sueur chez les Mammifères, vasoconstriction ou vasodilatation des capillaires dermiques, écran thermique formé par les plumes ou les poils), dans les échanges respiratoires (respiration cutanée des Amphibiens), dans l'excrétion (glandes sudoripares des Mammifères), la nutrition (glandes mammaires des Mammifères), voire même dans la reconnaissance individuelle (glandes odoriférantes de nombreux Reptiles et Mammifères).

L'épiderme

C'est un épithélium pluristratifié que l'on peut opposer à l'épiderme unistratifié de tous les Invertébrés. Il est différencié en deux couches cellulaires, nourries par la lymphe issue des vaisseaux du derme : une couche germinative profonde, qui conserve la faculté de se multiplier indéfiniment et engendre ainsi les assises cellulaires situées au-dessus d'elle, formant la *couche de Malpighi*.

L'évolution de la couche de Malpighi est très différente selon qu'il s'agit de Vertébrés inférieurs aquatiques ou de Tétrapodes terrestres. Chez les Cyclostomes, les Poissons et les larves d'Amphibiens, les cellules épidermiques sont éliminées sans subir de transformation particulière, et il n'y a pas de couche cornée donc pas de formation annexe de type phanère. L'épiderme par contre donne naissance à des formations internes glandulaires; il reste peu épais (5 à 9 assises cellulaires), perméable et permet des échanges osmotiques et ioniques avec le milieu extérieur. Au contraire, chez les Tétrapodes, les cellules superficielles s'imprègnent de protéines caractéristiques, les *kératines,* puis dégénèrent et meurent. La couche superficielle, formée par les cadavres kératinisés des cellules, constitue un écran qui limite les pertes d'eau par évaporation et représente donc une adaptation à la vie aérienne.

Le derme

Tissu conjonctif supportant et nourrissant l'épiderme, le derme est formé par un feutrage de fibres collagènes enchevêtrées, superposé à un réseau de fibres élastiques. Cette structure lui confère une grande résistance mécanique (industrie du cuir). Il renferme des terminaisons nerveuses sensorielles, des chromatophores, des capillaires sanguins et lymphatiques. Il est susceptible de s'ossifier (os dermiques, écailles).

A l'exception des Cyclostomes et des Poissons, la peau est séparée des muscles et des os sous-jacents par un tissu conjonctif lâche, l'hypoderme, creusé de longs sinus lymphatiques chez les Amphibiens, transformé en pannicule adipeux isolant chez les Mammifères aquatiques ou à poils rares (il représente jusqu'à 50 % du poids du corps chez les Cétacés).

La peau des Cyclostomes et des Poissons

Les nombreuses cellules glandulaires différenciées à partir de la couche germinative peuvent, par l'activité mitotique continue de cette dernière, être refoulées intactes à la surface de l'épiderme où elles déversent leur contenu. La plupart d'entre elles élaborent du mucus qui forme un film protecteur vis-à-vis des micro-organismes parasites.

La peau des Cyclostomes

La peau de la larve et de l'adulte de la lamproie, décrite par Downing et Novalès, peut servir d'exemple. En dehors des cellules épidermiques banales, trois catégories cellulaires sont toujours représentées.

— Des *cellules muqueuses,* qui sont les plus nombreuses; bien qu'elles possèdent des caractéristiques morphologiques particulières permettant de les distinguer des cellules équivalentes de l'épiderme des Téléostéens, elles synthétisent le mucus selon un processus très voisin. Le réticulum endoplasmique granulaire participe à la formation de la partie protéique, et l'appareil de Golgi ajoute des mucopolysaccharides et des glycoprotéines. Les cellules muqueuses et leur sécrétion sont particulièrement abondantes chez la larve, ou ammocète, qui vit dans les bancs de sable des fleuves et des rivières. Dans ce cas, le rôle de ces cellules dans la lubrification nécessaire de l'épiderme est évident.

— De grandes *cellules granuleuses* (séreuses) dont le cytoplasme, très riche en granules, différencie des faisceaux très épais de filaments de 150 Å de diamètre. Ces faisceaux rigides faciliteraient l'expulsion du mucus des cellules muqueuses lorsque l'animal, la larve en particulier, pénètre dans un banc de sable.

— Des *cellules « claviformes »,* très grandes, binucléées, à deux compartiments cytologiques distincts, filamenteux et cytoplasmique. Dans le compartiment filamenteux, très important, les filaments (qui ont 70 Å de diamètre et sont composés de nombreux protofilaments) sont disposés en hélice, de la périphérie cellulaire jusqu'au centre de la cellule. La fonction de ces cellules reste inconnue. Certains auteurs pensent qu'elles représentent les précurseurs des cellules granuleuses qui, chez la lamproie, pourraient jouer le même rôle (réaction d'alarme) que les cellules claviformes des Téléostéens. D'autres auteurs suggèrent que ces cellules sont des cellules myoépithéliales modifiées, dont les mouvements permettent au matériel sécrétoire accumulé dans les cellules muqueuses et granuleuses de gagner la surface. De nombreux arguments cytologiques s'accumulent en faveur de cette hypothèse, par exemple, la très grande abondance des mitochondries dans le cytoplasme. Cette abondance suggère une activité métabolique importante, en relation avec un phénomène de contractilité.

La peau des Poissons

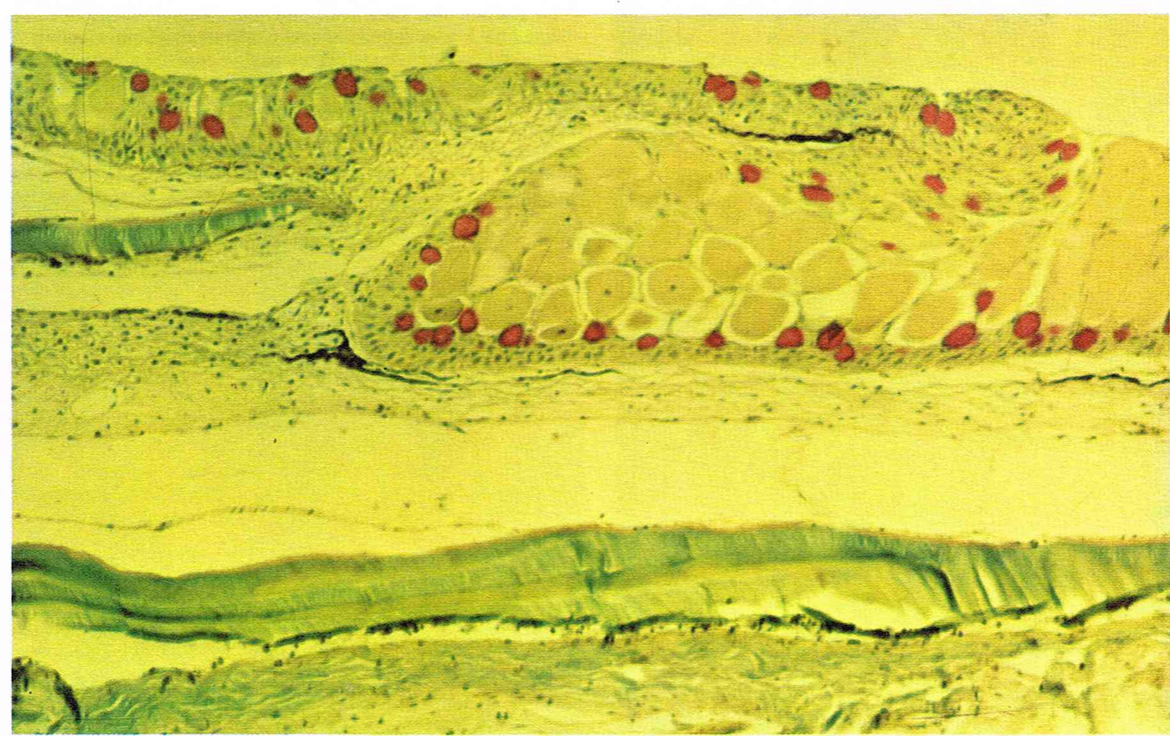
L'absence de couche cornée, la présence de cellules glandulaires mais aussi d'écailles dermiques caractérisent la peau des Poissons.

Les glandes cutanées des Poissons osseux (Ostéichthyens)

La description, faite par Merrilees en 1974, de l'épiderme du brochet américain permet de caractériser les *cellules épithéliales « banales »* par la présence dans leur cytoplasme de nombreux filaments de 75 Å de diamètre. Des cellules muqueuses sont dispersées sur cette trame de cellules à contenu filamenteux. Dans certains groupes, les sécrétions muqueuses externes correspondent à des fonctions spécialisées : la sécrétion du cocon muqueux à la saison sèche par le protoptère, la sécrétion servant à la nourriture des jeunes chez certains Cichlidés *(Tilapia)*, sécrétion stimulée par la prolactine. On sait comparativement peu de chose sur la distribution et la fonction des *cellules granuleuses* (séreuses, « poison-cells ») fréquentes, par exemple, chez les Cyprinidés et les Anguillidés. Leur sécrétion pourrait être toxique. Les « glandes » à venin, associées par exemple aux épines operculaires chez la vive, seraient formées par des amas compacts de ces cellules dont la sécrétion se fait selon le mode holocrine. Les glandes de l'éclosion, transitoires, qui permettent à l'embryon de perforer la coque ovulaire, seraient formées d'amas de cellules granuleuses.

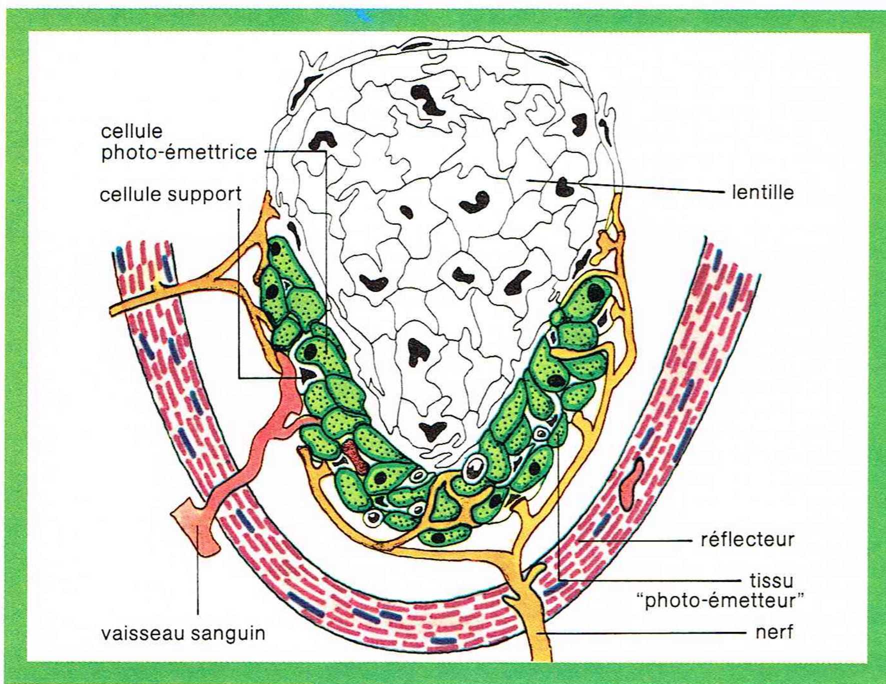
Chez certaines espèces, des *cellules claviformes* (« club-cells ») ont été décrites. Ces cellules, de grande taille, sont caractérisées par la présence de filaments cytoplasmiques très abondants, différents de ceux des cellules épidermiques banales chez les mêmes espèces. Le rôle de ces cellules reste énigmatique. Certains auteurs pensent qu'elles sont à l'origine de la substance qui, chez de nombreuses espèces, provoque, par la voie olfactive, la réaction d'alarme. Cependant, des stimuli visuels ou mécaniques provoquent des réponses semblables.

Beaucoup d'espèces, en particulier abyssales, possèdent des organes bio-luminescents : les *photophores.* Chez *Porichthys notatus* par exemple, plus de 800 photophores dermiques sont répartis selon des lignes précises



G. Volle - préparation S. Busson - Mabillot

◀ **Épiderme** *de jeune tanche (Téléostéen) caractérisé par ses nombreuses cellules glandulaires :* **muqueuses** *(colorées en rouge) et* **séreuses** *(grandes cellules claires); le derme porte* **des écailles élasmoïdes.**



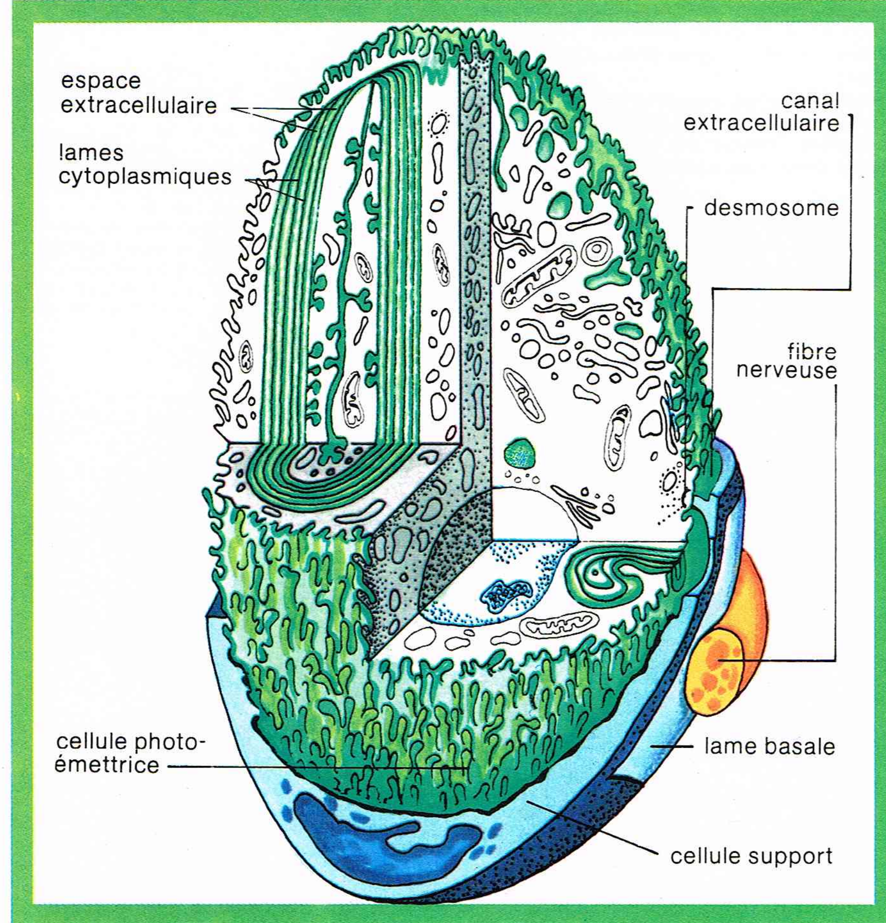
Richard Colin

▲ ***Structure d'un* photophore, *organe bio-luminescent (d'après Strum).***

▼ ***Bloc diagramme schématique d'une* cellule « photo-émettrice » *et d'une* cellule support *du tissu émetteur d'un photophore (d'après Strum).***

le long de la tête et du corps. De 0,7 mm de diamètre environ, situé dans la profondeur du derme, chaque photophore est constitué d'une lentille à structure cellulaire, enveloppée par un tissu « photo-émetteur », lui-même entouré d'un « réflecteur ».

Les cellules de la lentille, à structure filamenteuse dense, sont fortement liées entre elles (interdigitations, desmosomes). Le tissu photo-émetteur, richement vascularisé, se compose de cellules photo-émettrices et de cellules supports.



Richard Colin

La cellule photo-émettrice, à cytoplasme très vésiculeux et à microvillosités périphériques, est séparée de la cellule support par un espace extracellulaire. Des structures lamellaires, dues à des replis successifs de la membrane plasmique, augmentent le volume de cet espace et entourent une région cytoplasmique très riche en vésicules qui communiquent avec lui. Les cellules supports, séparées du conjonctif environnant par une membrane basale très nette, émettent des digitations enveloppant les cellules photo-émettrices. Seuls quelques desmosomes entre les deux types cellulaires interrompent de place en place le canal extracellulaire.

Le réflecteur, fortement biréfringent, est composé de cellules contenant des cristaux de guanine disposés en faisceaux parallèles. Ces photophores sont innervés et contrôlés par le système nerveux sympathique. Une injection intrapéritonéale d'adrénaline est suivie de la bioluminescence des photophores.

Deux constituants, la *luciférine* et la *luciférase,* ont été isolés des tissus de ce Poisson, la première surtout au niveau des photophores, la seconde exclusivement à ce niveau. Certaines des vésicules des cellules photo-émettrices contiennent la luciférine, tandis que la luciférase est un composé structural des membranes associées à ces vésicules. La bioluminescence pourrait provenir d'un changement de potentiel de membrane de ces cellules, provoqué par un influx nerveux ou une arrivée d'adrénaline *via* le système circulatoire. L'excitation entraînerait une interaction entre luciférine et luciférase aboutissant à une émission de lumière. Les vésicules déchargent leur contenu dans le canal extracellulaire ; l'excès de luciférine diffuse alors dans les vaisseaux sanguins avoisinants et est transféré à l'ensemble des tissus. Ces hypothèses demandent confirmation. Quoi qu'il en soit, les rayons lumineux émis aboutissent au réflecteur, qui se comporte comme un miroir parabolique et renvoie un faisceau de rayons parallèles vers la lentille.

Les glandes cutanées des Poissons cartilagineux (Chondrichthyens)

Comme chez les Ostéichthyens, on retrouve les cellules glandulaires de type muqueux, dispersées à travers l'épiderme, les masses multi-cellulaires formant des « glandes » à venin associées aux épines dermiques de certains requins ou raies (l'aiguillon caudal de la pastenague par exemple), ainsi que des photophores. Ces formations, qui, au moins structurellement et superficiellement, semblent proches de celles des Poissons osseux, sont en fait mal connues, en particulier en ce qui concerne la nature chimique de leur sécrétion.

Les écailles des Poissons

Le derme des Vertébrés peut se minéraliser et donner naissance à des formations squelettiques. Selon le degré de minéralisation de ce tissu squelettique, on distinguera : le tissu osseux (60 à 70 % d'éléments minéraux), les dentines (70 à 75 %) et la ganoïne (90 à 95 %). Les Vertébrés pisciformes du Silurien et du Dévonien (Ostracodermes et Placodermes) étaient recouverts d'une cuirasse faite d'épaisses écailles articulées (Poissons cuirassés). Ces écailles étaient formées d'une couche profonde d'os lamelleux, d'une couche moyenne d'os spongieux et d'une couche externe faite de tubercules de dentine recouverts d'une mince couche évoquant l'émail. Chez les Vertébrés actuels, cet « exosquelette » n'est plus représenté que par les écailles des Poissons et par des os qui participent au squelette céphalique et à la ceinture pectorale des Gnathostomes.

— *Les écailles des Poissons osseux*

Deux grands types d'écailles caractérisent ces Poissons ; elles correspondent à leurs deux grandes lignées évolutives.

● *Les écailles cosmoïdes.* Sous leur forme typique, ces écailles présentaient une composition peu différente de celle que nous venons de décrire. La couche de dentine a une structure particulière et prend le nom de *cosmine.* Les grosses écailles du cœlacanthe (seul Crossoptérygien actuel) couvrent tout le corps et conservent encore quelques tubercules de cosmine recouverts d'une sorte de vernis. Ces tubercules ont disparu chez les Dipneustes actuels dont les écailles sont réduites aux deux couches d'os.

● *Les écailles ganoïdes.* Elles sont caractérisées par l'absence d'os spongieux et le remplacement de la



E. Regard - préparation S. Busson - Mabillot



G. Volle - préparation S. Busson - Mabillot

◀ *Coupes de peau de jeune roussette* **(Scyliorhinus canicula)***;* *à gauche, un* **bourgeon épidermique** *et une* **papille dermique** *différencient respectivement l'émail et la dentine de l'écaille en formation (en noir au centre de la coupe);* *à droite, les* **écailles placoïdes** *percent l'épiderme riche en cellules glandulaires.*

fine couche superficielle de type émail par plusieurs couches superposées de ganoïne. De véritables écailles ganoïdes ne persistent que chez les Brachioptérygiens (polyptère). Chez les Holostéens, à l'exception du lépisostée, la dentine et la ganoïne disparaissent. Les écailles, réduites à l'os lamelleux, deviennent minces. Chez les Chondrostéens, l'écaillure est très réduite et les esturgeons, par exemple, ne possèdent plus que cinq rangées longitudinales d'écailles.

Enfin, chez les Téléostéens, les écailles deviennent des lamelles transparentes, les écailles élasmoïdes, recouvertes d'une fine pellicule dure, souvent interprétée comme un reste de ganoïne. Circulaires, elles présentent une surface soulevée par des crêtes radiaires partant du foyer de l'écaille et par des crêtes concentriques liées à la croissance de celle-ci. Les écailles dites *cycloïdes* des Téléostéens les moins évolués (harengs, truites, etc.) correspondent à cette description. Les écailles dites *cténoïdes* des Téléostéens les plus évolués (perches, rascasses, etc.) portent, en outre, des denticules sur la face postérieure découverte.

— *Les écailles des Poissons cartilagineux*

Elles diffèrent de celles des Poissons osseux par leur remplacement continu et illimité, leur éruption par percement de l'épiderme, leur cavité pulpaire et leur soudure à un socle osseux. Elles correspondent donc à des dents cutanées, formées par un cône de dentine recouvert par une mince couche d'émail. Cet émail est d'origine épidermique; les écailles placoïdes sont donc en fait d'origine mixte dermo-épidermique.

La peau des Amphibiens

Les jeunes larves d'Amphibiens, inféodées au milieu aquatique, possèdent, comme les Cyclostomes et les Poissons, un épiderme non kératinisé, à nombreuses cellules glandulaires muqueuses isolées. Au cours de la métamorphose, de très nombreuses glandes cutanées d'origine épidermique vont se développer. Des bourgeons indifférenciés apparaissent; ainsi, chez le crapaud accoucheur *(Alytes obstetricans)*, les premiers bourgeons apparus vont fonctionner d'emblée comme éléments granuleux (séreux). Les membranes cellulaires disparaissent, l'ensemble de la glande formant une sorte de syncytium qui se charge de grains (sécrétion holocrine). La glande constitue alors une sorte de réservoir qui ne se décharge qu'exceptionnellement. Si la nature chimique de cette sécrétion est difficile à préciser, il est établi que les glucides en sont toujours absents. Des bourgeons plus tardifs conserveront en s'accroissant leur structure cellulaire. Ces éléments glandulaires élaborent une substance muqueuse excrétée périodiquement dans la lumière selon un mode mérocrine.

▼ *A gauche, photophores d'*Argyropelecus hemigymnus.
A droite, coupe de peau de têtard de crapaud accoucheur en cours de métamorphose : l'épiderme a différencié deux types de glandes, **séreuses holocrines** *(à gauche, à droite),* **muqueuses mérocrines** *(au centre, à deux stades de leur cycle sécrétoire); par suite de leur développement, le derme se présente sous forme d'un derme spongieux riche en chromatophores (cellules sombres) et d'un derme compact sous-jacent.*



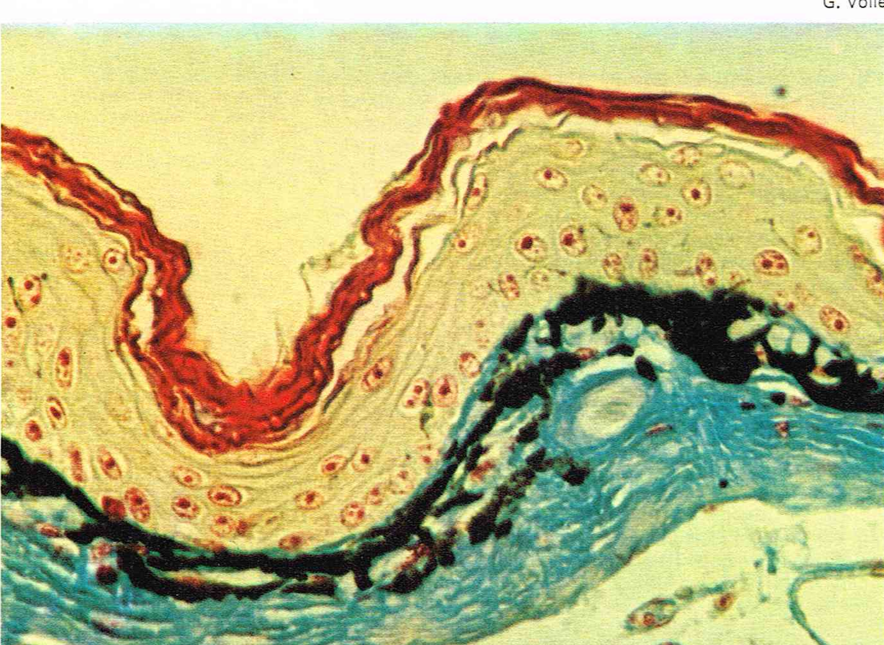
A. Margiocco



M. Gillois - Chevalier



G. Volle



G. Volle - préparation S. Busson - Mabillot

▲ *En haut, coupe sagittale d'un* **bourrelet labial** *de* **têtard** *d'***Alytes obstetricans,** *montrant l'évolution de 3 colonnes dentaires.*
En bas, coupe de peau de lézard : les cellules les plus externes dégénèrent en se chargeant de kératine et constituent une épaisse couche cornée dont la partie superficielle donne l'écaille. Noter la présence de nombreux chromatophores dans le derme superficiel.

▶ *Mue de caméléon.*

Ces glandes muqueuses et les glandes séreuses appartiennent à deux lignées indépendantes, sans autre lien que celui de leur origine. La sécrétion muqueuse permet de maintenir la peau humide et donc la respiration cutanée. Les glandes séreuses sécréteraient un venin qui joue un rôle défensif vis-à-vis des prédateurs. Elles sont très développées en arrière des tympans, où elles constituent les glandes parotoïdes des crapauds et des salamandres.

Cet épiderme, relativement mince, possède une couche cornée limitée à une seule assise de cellules kératinisées, éliminée périodiquement (mues). L'épiderme demeure perméable.

Les phanères des Anamniotes

Chez les Anamniotes, les phanères restent extrêmement discrets. Chez les Cyclostomes, notamment, ils se limitent aux dents cornées, différenciées chez l'adulte sur le disque péribuccal. Elles remplacent les dents vraies absentes et sont utilisées pour attaquer les Poissons sur lesquels l'animal se fixe (lamproies) ou à l'intérieur desquels il pénètre (myxines). Chez les Poissons, les phanères ne sont connus que chez quelques Cyprinidés d'eau douce (carpe, tanche...), où ils se présentent sous forme de petits tubercules cornés, les *organes perliformes,* différenciés sur la tête, le dos et les nageoires du mâle au moment de la reproduction.

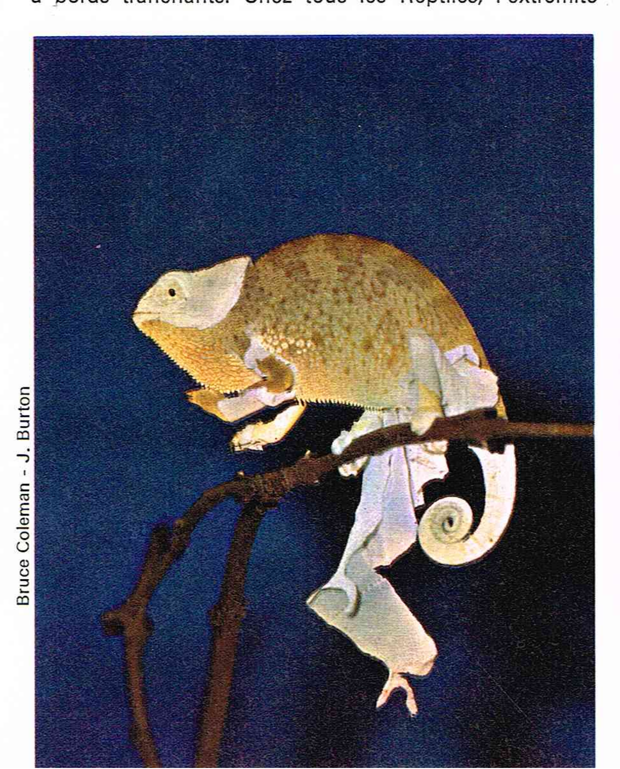
Les larves d'Amphibiens Anoures (grenouilles, crapauds...) possèdent un bec corné, utilisé pour dilacérer la nourriture végétale, ainsi que des « dents » cornées sur les bourrelets dentaires du vestibule buccal. Chaque dent cornée et chaque lamelle du bec résulte de la transformation progressive d'une seule cellule de très grande taille au sommet d'une colonne épidermique, où elle subit la dégénérescence cornée. Ces phanères disparaissent à la métamorphose et d'autres se développent chez l'adulte, par exemple la gaine cornée de l'extrémité des doigts et des orteils de divers Anoures (crapaud) et Urodèles (necture), l'éperon plantaire développé sur le métatarse de certains Anoures fouisseurs (pélobate). A ces phanères permanents peuvent s'ajouter des différenciations de caractère sexuel secondaire, comme les coussinets développés sur certains doigts du membre antérieur, notamment chez les grenouilles et les crapauds.

La peau des Reptiles

Comme chez tous les Tétrapodes terrestres, et contrairement aux Vertébrés inférieurs aquatiques, les cellules les plus externes de l'épiderme des Reptiles dégénèrent et meurent ; c'est la dégénérescence cornée, qui se traduit par une déshydratation cytoplasmique et surtout par une imprégnation de kératine. Les kératines sont des protéines fibrillaires formées de faisceaux de microfibrilles unis par une matrice amorphe. On distingue la kératine α, très élastique, présente chez tous les Tétrapodes (microfibrilles de 80 Å de diamètre, composées de 11 protofibrilles) et la kératine β, non élastique, présente seulement chez les Reptiles et les Oiseaux (microfibrilles de 30 Å de diamètre, composées de deux protofibrilles enroulées en hélice).

Chez les Reptiles, apparaissent donc des phanères sous forme d'écailles, simples épaississements de la couche cornée, délimités par des replis de l'épiderme. Ces écailles recouvrent toute la surface du corps, faces palmaire et plantaire comprises. Chez les tortues, elles forment des plaques cornées épaisses qui doublent la carapace d'os dermiques.

Chez les Sauriens (lézards *sensu lato*), la desquamation se fait par larges lambeaux. Au contraire, la mue des Ophidiens (serpents) s'opère en une seule fois. L'exuvie se décolle en entier et sans déchirure. Les serpents muent plusieurs fois par an. Cette mue des Squamates (Sauriens et Ophidiens) s'effectue sous l'influence d'actions hormonales, surtout thyroïdiennes. Chez les Crocodiliens et les Chéloniens, la couche cornée s'élimine par usure superficielle. Chez les tortues, les mâchoires sont recouvertes d'une épaisse gaine cornée qui forme un bec à bords tranchants. Chez tous les Reptiles, l'extrémité



Bruce Coleman - J. Burton

de la phalange terminale des doigts est enveloppée par une griffe. Dorsalement et latéralement, se forme la corne dure et fibreuse de la lame (enchâssée dans un repli de l'épiderme, le mur), et, ventralement, celle plus souple de la sole.

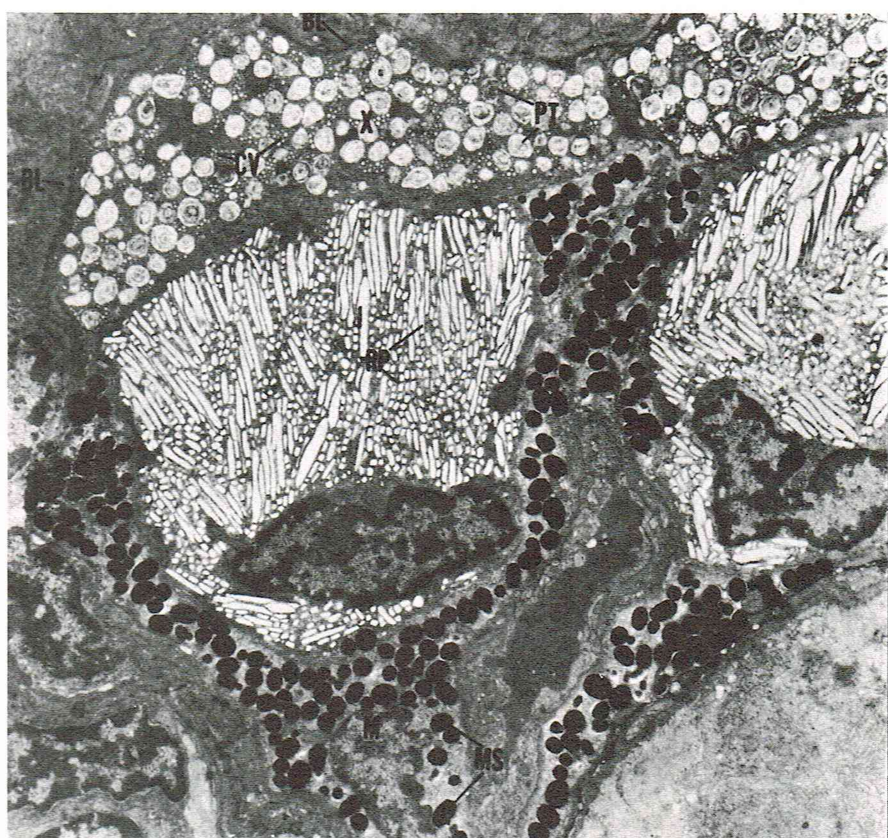
Les glandes cutanées sont très peu développées et très localisées. Nous citerons les glandes anales des serpents, les glandes cloacales de certains Sauriens et Crocodiliens et les glandes fémorales de la face interne de la cuisse de nombreux Sauriens. Chez le lézard, la sécrétion des glandes fémorales forme une pustule au niveau de chaque pore; elle jouerait un rôle dans le marquage du territoire.

La coloration de la peau chez les Poïkilothermes

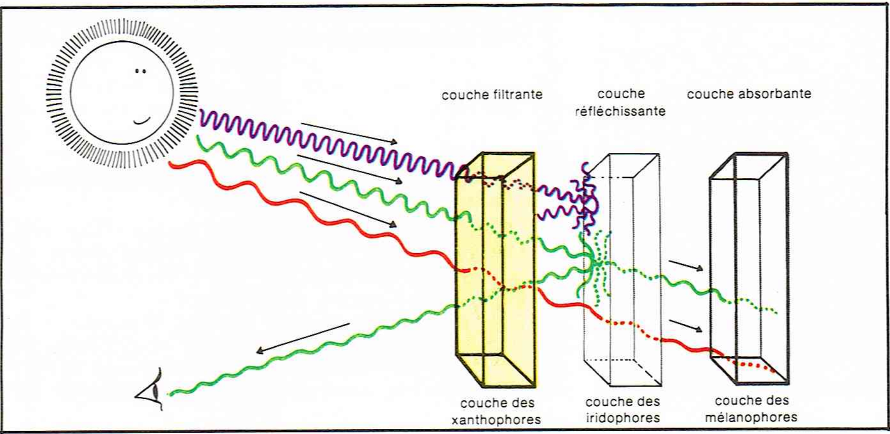
La pigmentation des Poïkilothermes repose sur la présence de cellules dermiques spécialisées, les *chromatophores*. Ceux-ci peuvent être classés en mélanophores, iridophores, xanthophores et érythrophores.

Les *mélanophores* contiennent des granules chargés de mélanine (produits d'oxydation de dérivés phénoliques) : les mélanosomes, responsables des colorations noires ou brunes. Les *iridophores* possèdent de très nombreux cristaux de guanine, par eux-mêmes incolores. Des phénomènes d'interférence de la lumière entre les faces parallèles de ces microcristaux donnent une coloration irisée au tégument, puisqu'elle varie selon l'incidence de la lumière. Les *xanthophores* contiennent à la fois des pigments caroténoïdes dissous dans des gouttelettes lipidiques et des petits granules de moins de 1 μ de diamètre, les ptérinosomes formés de ptérines (hétérocycles azotés). Les caroténoïdes et les ptérines sont responsables de certaines colorations jaunes ou rouges. Quant aux *érythrophores,* ils ne contiennent que des ptérinosomes.

La combinaison des différents chromatophores permet de comprendre pourquoi de nombreux Vertébrés poïkilothermes sont capables de modifier leur coloration, souvent de façon rapide et spectaculaire, comme le carrelet ou le caméléon. En fait, ces changements de coloration sont liés à la morphologie et à la physiologie des mélanophores. Les mélanophores sont des cellules aplaties, à prolongements radiaires, qui peuvent occuper une grande surface du tégument et, en particulier, s'insinuer jusqu'à l'épiderme en enveloppant les cellules situées au-dessus d'elles, c'est-à-dire les iridophores et les xanthophores. Quand les grains de mélanine sont concentrés dans le corps cellulaire profond, les sources de coloration, jaunes ou rouges, sont démasquées. Au contraire, quand le pigment mélanique migre dans les prolongements cellulaires, la coloration est progressivement remplacée par une coloration brune. Les changements dans la répartition des grains de mélanine ont pour point de départ des informations visuelles



J.T. Bagnara - University of Arizona



Richard Colin

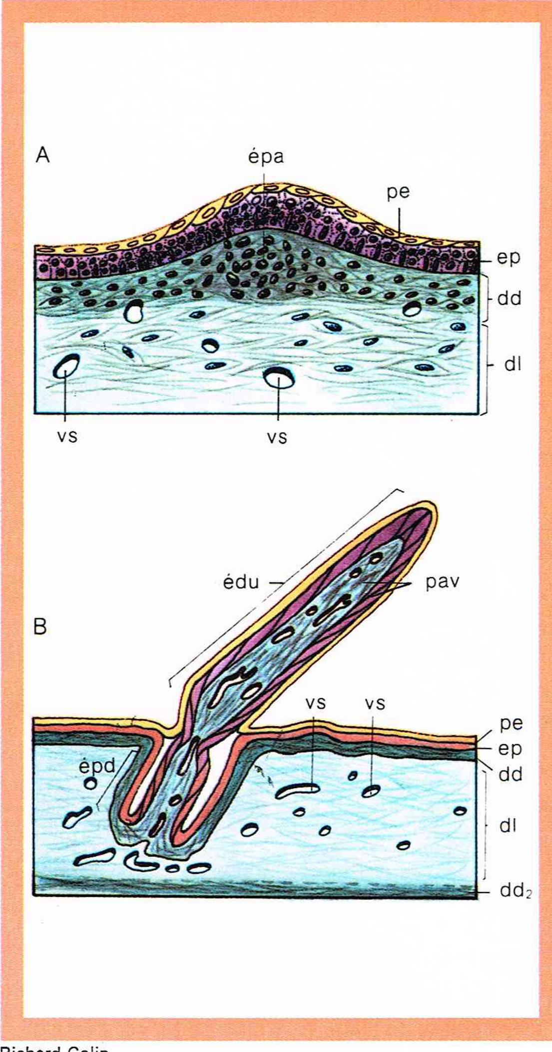
G. Volle - préparation S. Busson - Mabillot



▲ *En haut, coupe transversale du derme de la peau du dos de* Hyla cinerea *(Amphibien); des prolongements de mélanophores (M) remplis de mélanosomes (MS) enveloppent les iridophores (I) qui contiennent de nombreuses plaquettes réfléchissantes (RP); entre la membrane basale de l'épiderme (BL) et les iridophores, des xanthophores (X) contenant des ptérinosomes (PT) et des vésicules à caroténoïdes (CV) [microscopie électronique]. En bas, schéma du mécanisme d'obtention de la couleur verte chez les Poïkilothermes (d'après Taylor et Bagnara).*

◀ *Coupe longitudinale d'une glande fémorale de lézard.*

▶ ***Développement des plumes** chez l'embryon de poulet : pe, périderme ; ep, épiderme proprement dit ; dd, derme dense ; dl, derme lâche ; dd₂, couche dermique dense profonde ; épa, ébauche de la papille dermique ; pav, papille vascularisée ; édu, ébauche de duvet ; épd, ébauche de plume définitive ; vs, vaisseau sanguin. Schémas effectués à deux stades et deux grossissements différents.*



Richard Colin

▼ ***Développement du follicule pileux** chez la souris : pe, périderme ; ep, épiderme proprement dit ; de, derme ; hd, hypoderme à cellules adipeuses ; vs, vaisseau sanguin ; pa, papille dermique ; b, bulbe du follicule pileux ; k, kératine en cours d'élimination ; p, poil ; ge, gaine externe du poil ; gi, gaine interne du poil ; gs, glande sébacée. Schémas effectués à deux stades et deux grossissements différents.*

transmises à l'encéphale par le nerf optique. Ces informations sont alors transmises aux mélanophores par voie nerveuse (caméléon), par voie hormonale (Amphibiens) ou encore par les deux (anguille).

Trois groupes d'hormones peuvent intervenir : les hormones mélanophoro-stimulantes de l'hypophyse, qui, en dispersant les mélanosomes, assombrissent le tégument, l'adrénaline surrénalienne, et la mélatonine épiphysaire. Ces deux dernières substances permettent la concentration des mélanosomes et donc l'éclaircissement du tégument ou le démasquage des autres sources de coloration.

Ces changements de coloration permettent une homochromie avec le milieu dissimulant l'animal aux yeux de ses prédateurs. Ils peuvent également protéger l'organisme contre un éclairement excessif et jouer un grand rôle dans la thermorégulation (Reptiles).

La peau des Vertébrés supérieurs : Oiseaux et Mammifères

L'étude comparative du tégument des Oiseaux et des Mammifères montre que, s'il existe des caractères communs aux deux groupes, les caractères distinctifs sont beaucoup plus nombreux.

Les caractères distinctifs

Les couches profondes du tégument : l'hypoderme et le derme

La couche *hypodermique* adipeuse peut être plus ou moins épaisse. Chez les Mammifères, elle se double, vers l'intérieur, d'une *couche musculaire* qui peut être *fort importante* (hérisson, cheval, etc.), permettant alors des mouvements brusques de tout le tégument.

Quant au *derme,* il est aussi plus ou moins dense. Chez les Oiseaux, le derme comporte deux niveaux : le niveau externe, constitué de fibres conjonctives serrées, et le niveau profond, plus lâche, très richement vascularisé et pénétré par un lacis de petits vaisseaux sanguins. Chez les Mammifères, le derme est toujours plus épais et de structure plus homogène ; de plus, il comporte de nombreuses fibres élastiques. L'origine embryologique du derme est complexe. Chez les Oiseaux, il se forme à partir des myotomes, voire des lames latérales, et, chez les Mammifères, les sclérotomes participent aussi à son élaboration.

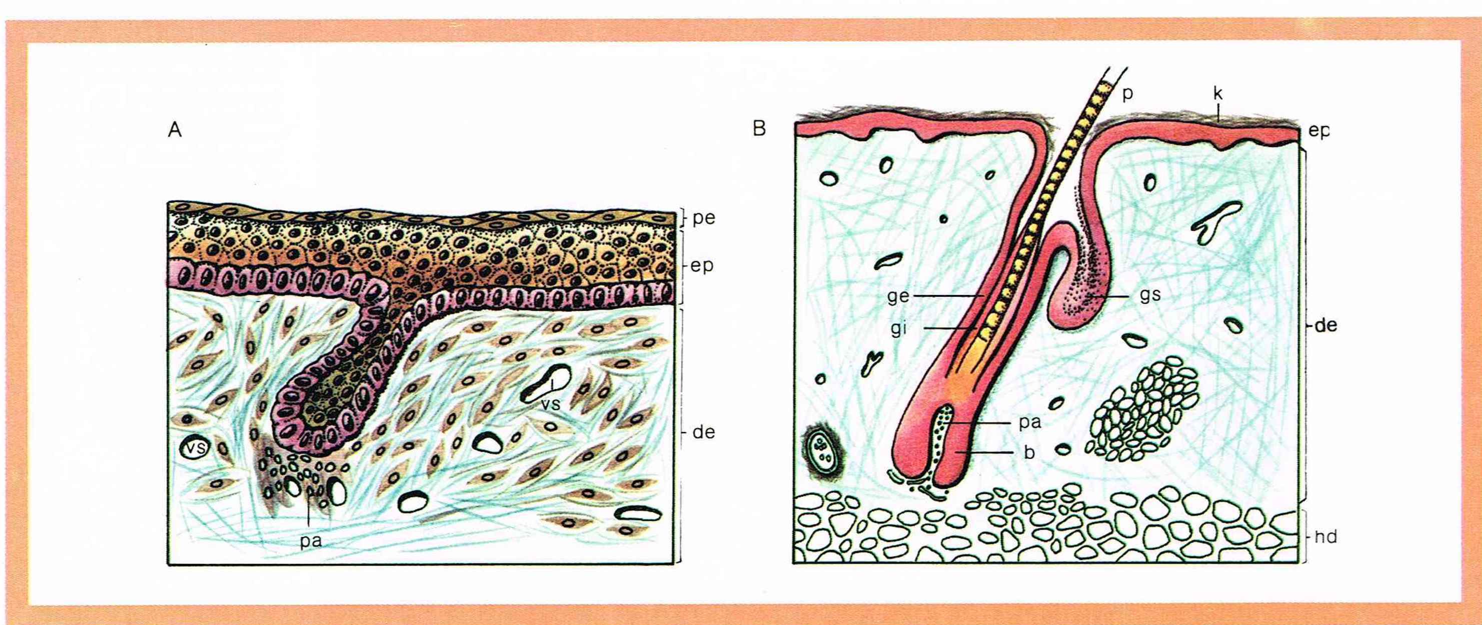
L'épiderme

Comme chez tous les Vertébrés, il comporte plusieurs couches de cellules. Au début du développement embryonnaire, il est cependant unistratifié ; ensuite, il se constitue un *périderme,* pigmenté, qui double extérieurement une *assise germinative*. Dans le cas des Mammifères, le périderme forme un *épitrichium* recouvrant longtemps les poils en formation. La couche de *kératine* qui se développe chez le jeune et l'adulte est toujours importante, voire très importante chez les Mammifères.

Les phanères (plumes, poils, ongles, cornes, etc.)

Le mode de croissance des *plumes* et des *poils* est bien différent.

Chez les Oiseaux, il se forme d'abord un *bourgeon dermique* très dense et vascularisé ; c'est le point de



Richard Colin

départ d'une *excroissance* limitée par l'épiderme qui, progressivement, s'épaissit puis change de structure; chez l'embryon de poulet, dès le 11ᵉ jour d'incubation, les cellules épithéliales s'organisent en faisceaux parallèles, lesquels sont autant d'*ébauches des barbes du duvet;* ensuite, dès 14 jours, on observe l'invagination progressive de cette excroissance, dont l'extrémité distale se différencie en duvet juste avant le 17ᵉ jour. Dès ce stade, les plumes définitives se préparent mais demeurent gainées par une assise de cellules kératinisées; la succession duvet-plume définitive est un processus continu (Nelsen). Après la naissance, la gaine craque et les barbes s'étalent.

Chez les Mammifères, à la fin du développement embryonnaire (16ᵉ jour chez la souris), il se forme de nombreuses *invaginations* épidermiques. Celles-ci s'allongent rapidement à l'intérieur du derme et, à leur extrémité, un petit groupe de cellules mésenchymateuses forment ce que l'on appelle la *papille*. A la fin du développement embryonnaire, le follicule pileux commence à se structurer; son degré de développement dépend des espèces. A l'extrémité, les cellules épithéliales forment une sorte de cloche, ou *bulbe,* dans laquelle viennent se loger les cellules de la papille et un minuscule réseau vasculaire. Au sein de l'invagination épithéliale, on distingue deux couches de cellules, qui formeront les *gaines externe et interne* du poil en croissance. Dans les jours qui suivent la naissance, ou peu de temps auparavant, les poils font saillie à la surface de l'épiderme; ils sont fabriqués dans le bulbe, à peu de distance de la papille.

Durant la vie de l'adulte, les poils tombent puis repoussent un grand nombre de fois. Il s'agit d'un *cycle* de fonctionnement des follicules pileux : ils se raccourcissent, rejettent le poil et, aussitôt après, le bulbe reconstitue un poil nouveau, pendant que le follicule s'allonge et peut atteindre l'hypoderme; ce cycle dure 21 jours chez la souris.

La densité ainsi que la structure des phanères sont extrêmement variables suivant les espèces : les Cétacés et les Siréniens sont totalement dépourvus de poils; le pangolin a des poils aplatis en écailles et le porc-épic des poils piquants et de fort diamètre, etc.

Les poils ne sont pas les seuls phanères : les *ongles,* les *griffes,* les *sabots* et la *corne* du rhinocéros sont des formations purement épithéliales; les *bois* des Cervidés sont essentiellement dermiques mais demeurent longtemps recouverts par l'épiderme (velours); les *cornes* des Bovidés, qui sont pérennantes, comportent un étui kératinisé très développé.

Les glandes

Les glandes d'origine épidermique sont très peu notables chez les Oiseaux; on ne peut guère citer que les *glandes uropygiennes,* qui se forment au niveau du « croupion » et dont la sécrétion est utilisée par l'animal pour lisser ses plumes; on trouve aussi quelques glandes au voisinage de l'oreille de certains Gallinacés.

Par contre, chez les Mammifères, la variété des glandes est très considérable. Les *glandes sébacées* sont développées dans la plupart des groupes; elles sont généralement associées aux poils, sauf au niveau de la paupière supérieure, des narines, des organes génitaux externes et de l'anus; on sait que le sébum, mélange complexe de lipides, contient beaucoup de cholestérol (Montagna); cette sécrétion est indispensable pour maintenir en bon état la surface de l'épiderme. Les *glandes sudoripares,* qui n'ont pas toutes la même constitution, permettent une certaine excrétion de l'eau et des déchets; elles sont peu abondantes chez les Carnivores et les Rongeurs. Les *glandes mammaires,* dont le nombre varie suivant les espèces, ont une localisation également très variable; mais, dans tous les cas, elles sont placées sur deux lignes parallèles, de chaque côté du plan sagittal.

Les caractères communs

Les caractères communs des téguments des Oiseaux et des Mammifères sont essentiellement physiologiques. La structure du tégument est très complexe et assure une excellente *protection* vis-à-vis des facteurs extérieurs.

Ainsi, la peau de ces Vertébrés comporte dans sa région profonde un matelas de tissu conjonctif adipeux, ou *pannicule adipeux,* qui constitue un excellent *isolant thermique;* cela permet l'adaptation de nombreuses espèces à des conditions de température extrêmes; de plus, le développement des *phanères* (plumes et poils) améliore très considérablement cette isolation.

Deux exemples suffiront à illustrer cette fonction; le pannicule adipeux est exceptionnellement développé chez les Balénoptères et chez les Pinnipèdes, qui fréquentent des eaux dont la température peut être inférieure à 0 °C. La protection constituée par le plumage est extraordinairement efficace dans le cas des Oiseaux tels que les manchots de l'hémisphère Sud ou de leurs homologues de l'hémisphère Nord, les pingouins (très éloignés sur le plan systématique); le revêtement est fort dense et les plumes ne sont absolument *pas mouillables.*

Imperméable à l'eau, la couche cornée de l'épiderme peut être plus ou moins épaisse; dans tous les cas, elle limite considérablement la déshydratation de l'organisme. D'autre part, elle permet à nombre d'Oiseaux et de Mammifères de vivre en eau douce ou en eau de mer sans que cela implique des adaptations particulières du système excréteur. Ce caractère existe déjà chez les Reptiles, mais ici l'abondance des phanères, également de nature cornée, est un facteur notable.

Ces fonctions de protection dévolues à la peau sont d'autant plus importantes que les Oiseaux et les Mammifères sont des animaux à température constante et dont le milieu intérieur doit être très strictement régulé sur le plan ionique.

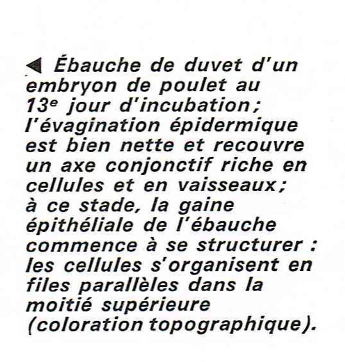
▼ Coupe de cuir chevelu humain; on observe notamment un cheveu émergeant de son follicule pileux, des glandes sébacées à cellules claires et des glandes sudoripares dont le conduit fin, flexueux et très colorable est ici plusieurs fois recoupé (coloration topographique).



C. Bevilacqua



J. Bouchard



◀ Ébauche de duvet d'un embryon de poulet au 13ᵉ jour d'incubation; l'évagination épidermique est bien nette et recouvre un axe conjonctif riche en cellules et en vaisseaux; à ce stade, la gaine épithéliale de l'ébauche commence à se structurer : les cellules s'organisent en files parallèles dans la moitié supérieure (coloration topographique).

BIBLIOGRAPHIE

ALEXANDER N.J., *Comparison of α and β Keratin in Reptiles,* in *Z. Zollforsch,* 110, 153-165, 1970. — DOWNING S.W., NOVALES R.R., *The Fine Structure of Lamprey Epidermis, I. Introduction and Mucous Cells,* in *J. Ultr. Res.* 35, 282-294, 1971, *II. Club Cells,* in *J. Ultr. Res.* 35, 295-303, 1971, *III. Granular Cells,* in *J. Ultr. Res.,* 35, 304-313, 1971. — HADLEY M.E., *Functional Significance of Vertebrate Integumental Pigmentation,* in *Am. Zool.,* 12, 63-76, 1972. — HAWKES J.W., *The Structure of Fish Skin, I. General Organization,* in *Cell. Tiss. Res.,* 149, 147-158, 1974. — LAVKER R.M., *Fine Structure of the Newt Epidermis,* in *Tissue and Cell,* 4, 663-675, 1972. — MERRILEES M.J., *Epidermal Fine Structure of the Teleost Esox Americanus (Esocidae, Salmoniformes),* in *J. Ultr. Res.,* 47, 272-283, 1974. — NELSEN O.E., *Comparative Embryology of the Vertebrates,* The Blakiston Cⁱᵉ éd., New York, Toronto. — STRUM J.M., *Fine Structure of the Dermal Luminescent Organs, Photophores, in the Fish, Porichthys notatus,* in *Anat. Rec.* 164, 433-462, 1969. — STRUM J.M., *Photophores of Porichthys notatus : Ultrastructure of Innervation,* in *Anat. Rec.,* 164, 463-478, 1969. — TAYLOR J.O., BAGNARA J.T., *Dermal Chromatophores,* in *Am. Zool.* 12, 43-62, 1972.

SQUELETTE ET MUSCULATURE DES VERTÉBRÉS

Le *squelette* est la charpente qui soutient les parties molles du corps des Vertébrés : il est constitué par de nombreuses pièces, denses, articulées entre elles : les os. Le squelette, parfaitement adapté aux fonctions qu'il doit remplir, conditionne la forme et la taille du corps ; les os fournissent des surfaces d'insertion aux muscles et sont capables de s'adapter aux forces mécaniques qui s'exercent sur eux.

Malgré leur apparence, les os sont des structures vivantes et en perpétuel remaniement ; de plus ils jouent un rôle important dans le métabolisme des sels minéraux, principalement du calcium et du phosphore puisqu'ils tiennent en réserve 99 % du calcium du corps et qu'ils réagissent aux variations du milieu intérieur.

Si le squelette des Vertébrés adultes est généralement osseux, il faut noter, d'une part, que les pièces osseuses sont le plus souvent précédées par un « modèle » cartilagineux, et, d'autre part, que certains Poissons, les Chondrichthyens, ont un squelette fait de cartilage calcifié. L'os et le cartilage, tissus de soutien caractéristiques des Vertébrés, sont deux variétés spécialisées de tissu conjonctif qui, par leur structure, sont à la fois résistantes et plastiques.

Le *système musculaire* des Vertébrés est très important par son poids relatif et par sa fonction. Il représente sous forme de chair près de la moitié du poids du corps et est chargé d'assurer tous les mouvements. Les muscles modèlent les os et sont développés en fonction du travail qu'ils accomplissent.

Étude histologique

Structure et forme des os

Selon leur forme, les os peuvent être grossièrement répartis en trois types : longs, courts et plats.

Les os longs comportent une *diaphyse* aux extrémités de laquelle se soudent deux *épiphyses*. Pendant la croissance, diaphyse et épiphyses restent séparées par une plaque épiphysaire cartilagineuse, ou cartilage de conjugaison, unie à la diaphyse par des colonnes d'os spongieux, région de transition appelée *métaphyse ;* cet ensemble constitue la zone de croissance en longueur de l'os. Chez l'adulte, il n'y a pas de limite nette entre épiphyse et diaphyse et les cavités médullaires communiquent. Les os courts, tels les vertèbres, ont la même structure. Les os plats, tels ceux qui constituent la voûte du crâne, comportent deux couches d'os compact, ou tables, séparant une couche généralement peu épaisse d'os spongieux : la *diploë*.

Les os sont entourés de conjonctif fibreux spécial doué de potentialités ostéogéniques, le *périoste,* responsable de la croissance en épaisseur des os. La cavité médullaire est limitée par un liséré conjonctif, l'*endoste,* également ostéogène.

Structure microscopique des tissus de soutien

Tissu cartilagineux

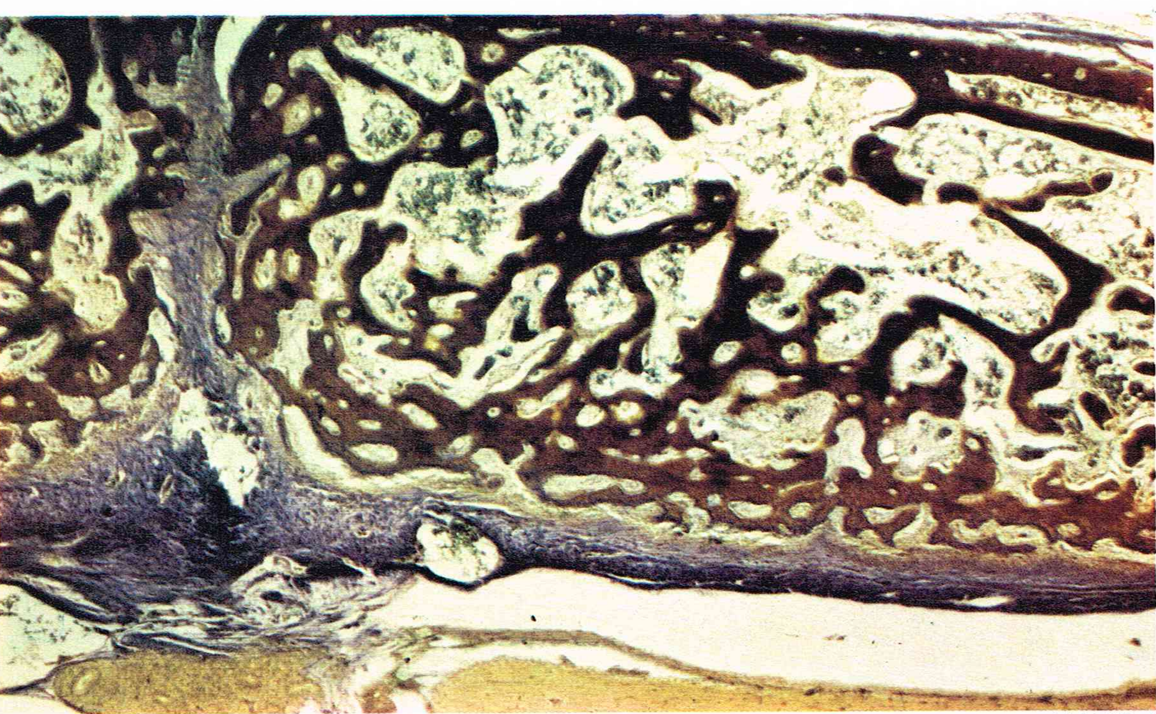
Les cellules, ou *chondrocytes,* sont isolées dans de petites cavités ou lacunes de la matrice, elle-même constituée d'une substance fondamentale renfermant des fibrilles.

Le tissu cartilagineux est caractérisé par sa croissance rapide et par sa résistance qui lui est conférée principalement par les propriétés colloïdales de la matrice ; contrairement aux autres conjonctifs, il ne renferme pas de vaisseaux sanguins ou de nerfs et les cellules sont nourries par imbibition et diffusion des substances à travers la matrice. Le cartilage est entouré d'un conjonctif fibreux dense : le *périchondre*.

Suivant l'abondance et la nature des fibres contenues dans la substance fondamentale, on distingue trois variétés de cartilage : hyalin, fibreux, élastique. Le cartilage hyalin, typique et le plus commun, constitue les modèles cartilagineux des pièces squelettiques ; il est donc susceptible de s'ossifier et subit alors une série de transformations qui seront décrites dans l'ostéogenèse. Chez l'adulte, du cartilage hyalin persiste, constituant par exemple le larynx, les anneaux de la trachée et les surfaces articulaires des os.

Les *chondrocytes* sont des cellules de forme elliptique ou semi-circulaire comme les lacunes dans lesquelles elles sont logées. Elles n'ont pas de processus visibles au microscope optique mais les photographies d'électronique révèlent que leur surface est irrégulière. Le noyau est arrondi ou ovale et il y a un centre juxtaglomérulaire avec un appareil de Golgi bien développé et une paire de centrioles.

La *matrice cartilagineuse* est d'aspect homogène, mais constituée d'une substance fondamentale qui contient de très fines fibrilles de collagène orientées en tous sens. La substance fondamentale est amorphe, basophile et métachromatique. Son principal constituant est la chondromucoprotéine, copolymère d'une mucoprotéine et de



▶ ***Le squelette est constitué par de nombreuses pièces denses, articulées entre elles : les os ; selon leur forme, ils peuvent être répartis en trois types : longs, courts et plats. Ici, une coupe d'os plat, d'origine dermique, de crâne de poulet.***

M.J. Thillard

mucopolysaccharides, les chondroïtine-sulfates, responsables de la basophilie et de la métachromasie. Autour des cellules ou des groupes isogéniques, la substance fondamentale forme une enveloppe plus colorable appelée *capsule*.

Histogenèse et croissance

Dans les centres où apparaît la chondrification, les cellules mésenchymateuses perdent leurs processus et se rassemblent en groupes denses; puis les cellules s'agrandissent et sécrètent autour d'elles une matrice hyaline métachromatique ainsi que du tropocollagène; le développement de cette matrice sépare les cellules les unes des autres; elles acquièrent les caractères des chondrocytes et se trouvent isolées dans des lacunes bien délimitées. Le rôle des chondrocytes dans la sécrétion du collagène et de la substance fondamentale a été établi : lorsque la nouvelle matrice doit se former, le cytoplasme devient plus basophile, et la région golgienne s'agrandit. Dans ces conditions le réticulum endoplasmique granulaire est bien développé avec des *cisternae* modérément distendues; les saccules du complexe de Golgi tendent à se dilater et de nombreuses vacuoles y sont associées; des vacuoles semblables existent aussi à la surface cellulaire et paraissent décharger leur contenu dans la matrice environnante.

La croissance ultérieure du cartilage a lieu selon deux modes : dans le processus de *croissance interstitielle,* les cellules se divisent par mitose pendant un temps assez long; toutes les cellules issues d'un même chondrocyte se rassemblent en un groupe isogénique. Dans le processus de *croissance appositionnelle,* les cellules conjonctives de la couche interne du périchondre se différencient en chondrocytes.

Le *cartilage calcifié* possède une matrice dure dont la substance fondamentale est imprégnée d'un complexe de phosphate de calcium, similaire et peut-être identique à celui de l'os, mais dans le cartilage les sels de calcium se présentent sous forme de gros granules.

Tissu osseux

Le tissu osseux possède les trois constituants de tout tissu conjonctif, mais il est particulièrement dur et résistant; la substance fondamentale chargée de sels minéraux, surtout calciques, et associée à un feutrage de fibres collagènes forme la substance ou matrice osseuse; elle emprisonne des cellules relativement peu nombreuses par rapport à la masse de l'os.

La *substance osseuse* est disposée en *lamelles* de 3 à 7 μ d'épaisseur qui s'entassent pour constituer des *travées* ou *trabécules,* d'épaisseur et de forme variables. Les cellules sont des *ostéocytes,* de forme étoilée,



C. Bevilacqua

▲ ***Section à travers un anneau cartilagineux de la trachée; c'est un cartilage hyalin typique.***

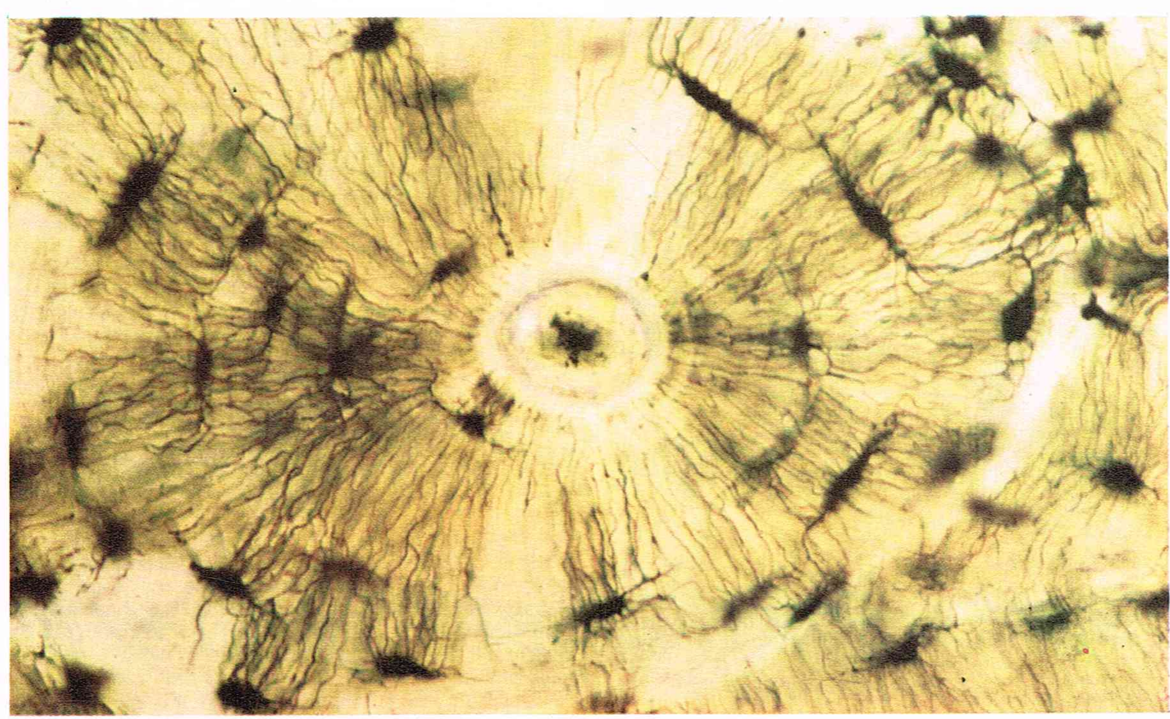
aplatie, possédant de nombreux prolongements cytoplasmiques très fins. Elles sont logées dans de petites cavités de la substance osseuse, les *lacunes* ou *ostéoplastes,* prolongées par de fins canalicules anastomosés dans lesquels s'insinuent les prolongements cellulaires.

Suivant l'architecture des constituants histologiques on distingue deux variétés de tissus osseux : l'os spongieux et l'os compact ou haversien. Dans l'os spongieux les trabécules d'épaisseur assez faible ont une disposition et une orientation variables; entre eux, les espaces irréguliers sont occupés par de la moelle osseuse. L'os haversien, caractéristique, est constitué de systèmes cylindriques parallèles au grand axe de la diaphyse des os longs, les *ostéones* ou *systèmes de Havers;* les lamelles osseuses sont disposées concentriquement autour d'un canal central ou de Havers qui contient des vaisseaux sanguins. Irradiant à partir des lacunes où se logent les ostéocytes, les canalicules traversent les lamelles et s'anastomosent. La nutrition des cellules est assurée grâce à ce réseau par des vaisseaux sanguins issus de l'endoste ou du périoste qui entrent en relation avec ceux des canaux de Havers par les canaux de Volkmann creusés dans l'épaisseur des ostéones.

Le périoste, conjonctif qui entoure les os, comporte une couche interne riche en cellules et une couche externe fibreuse d'où partent les faisceaux de fibres de Sharpey servant à ancrer le périoste à l'os sous-jacent.

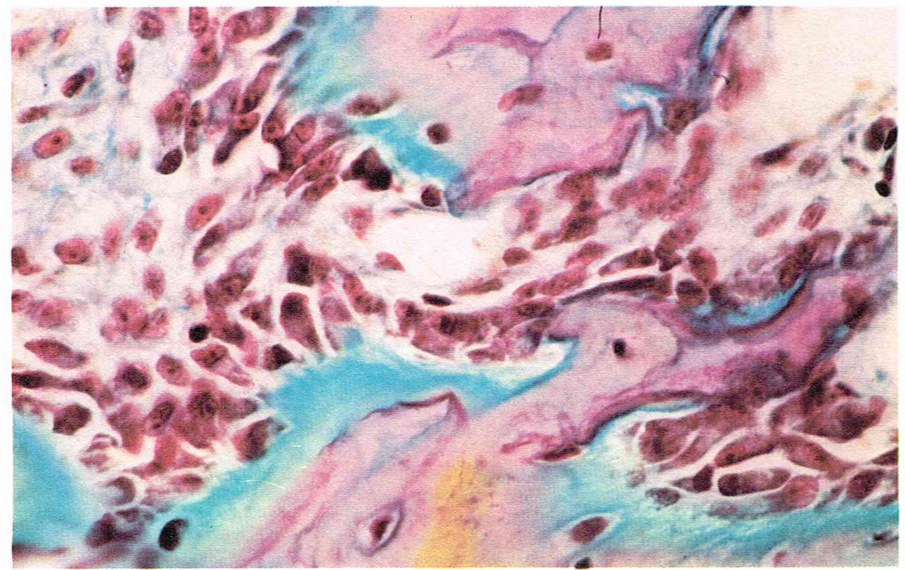
Ultrastructure et composition chimique des os

La matrice osseuse. Elle comporte une partie organique et des sels minéraux.

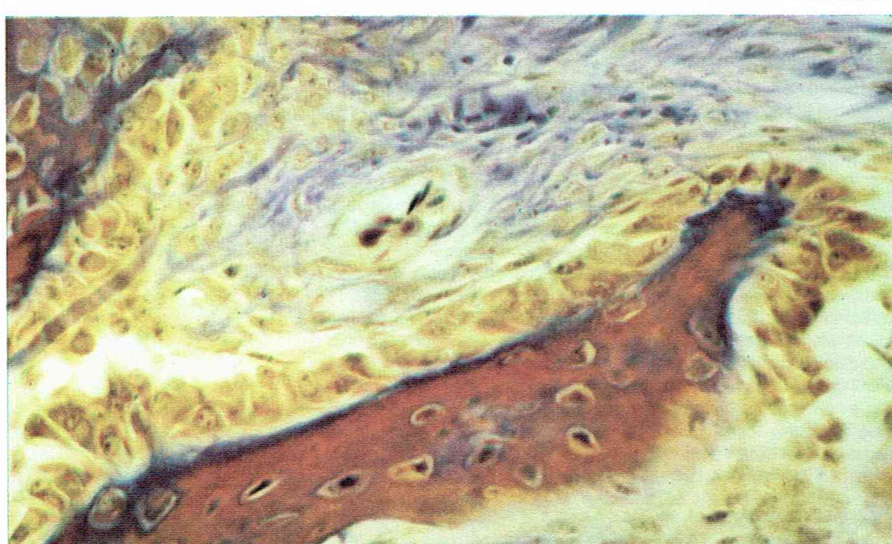


M.J. Thillard

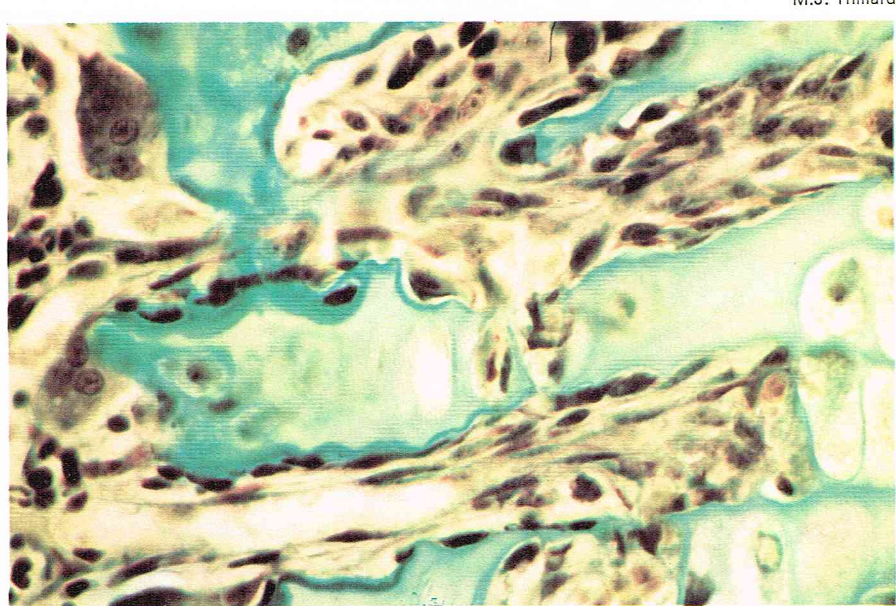
◀ ***Structure caractéristique de l'os compact ou haversien : une ostéone ou système de Havers.***



M.J. Thillard



M.J. Thillard



M.J. Thillard

▲ *Les cellules osseuses sont de trois types, représentant trois états fonctionnels : des* **ostéoblastes** *(cellules brunes), disposés à la surface des travées osseuses en formation; des* **ostéocytes,** *cellules typiques de l'os achevé (ici os de crâne de poulet de 4 semaines); des* **ostéoclastes,** *cellules géantes, plurinucléées, jouant un rôle dans la destruction et le remaniement de l'os.*

La *partie organique* est constituée par des fibres collagènes incluses dans une substance fondamentale dont on ne peut les séparer. La substance fondamentale, amorphe, a sensiblement la même composition que celle du cartilage mais son contenu en mucopolysaccharides est plus faible, de sorte qu'elle est peu basophile. Les fibres montrent au microscope électronique la striation transversale typique du collagène, de période 640 Å. Dans les systèmes de Havers, l'orientation des fibres collagènes varie d'une lamelle à l'autre de sorte que l'examen d'une coupe transversale en lumière polarisée entre nicols croisés fait apparaître des alternances de lamelles lumineuses biréfringentes et de lamelles sombres.

La *portion minérale* représente 50 % du poids frais de l'os (contre 25 % de substance organique et 25 % d'eau). Les minéraux les plus importants sont d'abord le *calcium* (le squelette de l'homme contient 99 % du calcium total de l'organisme) puis le *phosphore* (90 % du poids total). Les sels minéraux se présentent sous forme de microcristaux en aiguilles, constitués d'un mélange de phosphate tricalcique et d'hydroxyde de calcium. Ces microaiguilles longues de 200 à 400 Å s'orientent le long des fibres collagènes et peuvent même selon certains auteurs se déposer dans la substance de ces fibres.

Les cellules. On en distingue trois types d'aspect bien différent, les ostéoblastes, les ostéocytes, et les ostéoclastes, mais ils représentent en réalité trois états fonctionnels de la même cellule et il peut y avoir transformation réversible d'un type en un autre. Nous verrons plus loin avec l'ostéogenèse comment se forment et se transforment ces cellules.

— Les *ostéoblastes* se rencontrent toujours à la surface du tissu osseux en développement, formant des rangées de cellules plus ou moins prismatiques munies de fins prolongements qui s'anastomosent entre eux. L'ultrastructure de l'ostéoblaste témoigne de son activité dans la synthèse des protéines.

— Les *ostéocytes* sont les cellules typiques de l'os achevé. Par rapport aux ostéoblastes, leur cytoplasme est peu basophile et diminue d'importance. L'ultrastructure est celle d'une cellule qui, sans être inactive, n'a plus les caractères d'une cellule sécrétrice.

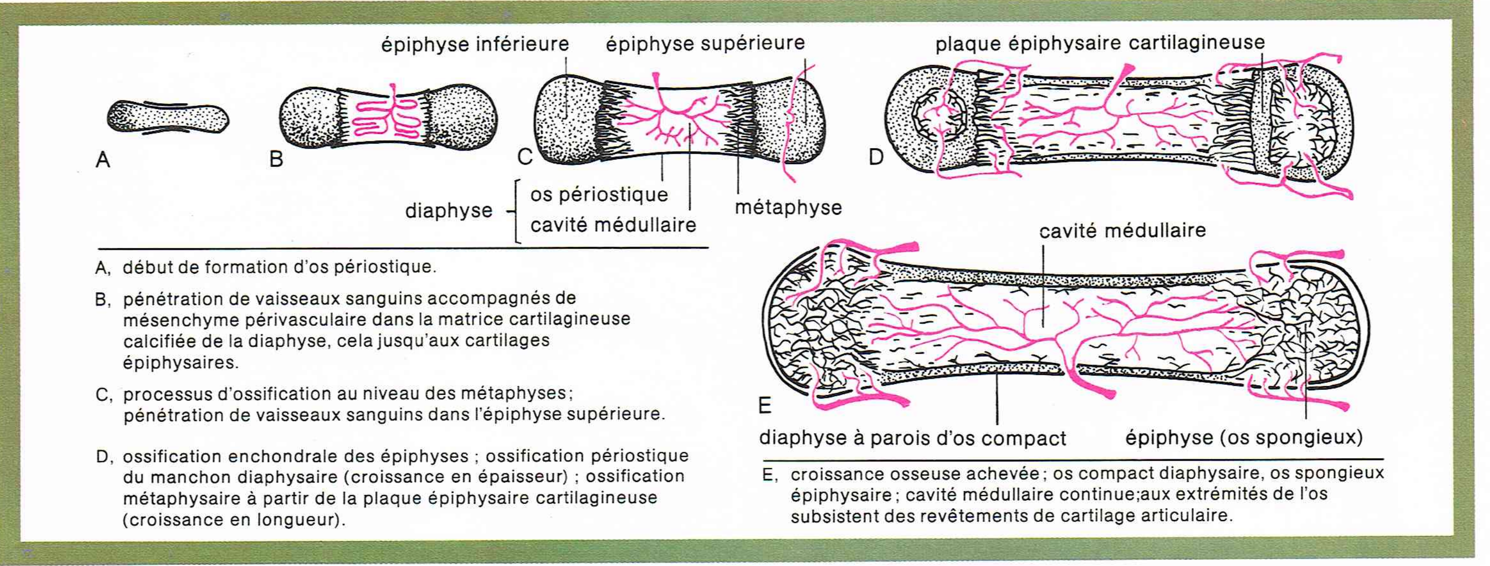
— Les *ostéoclastes* sont en rapport avec la destruction de l'os et on les observe souvent dans des cavités creusées à la surface de l'os (lacunes de Howship). Les ostéoclastes semblent se former par coalescence d'ostéoblastes ou d'ostéocytes libérés au cours de l'érosion de travées osseuses, ou par fusion de cellules errantes (histiocytes).

Formation des os ou ostéogenèse

Le tissu osseux s'édifie par transformation d'un tissu conjonctif préexistant. On distingue deux modes d'ossification : lorsque l'os apparaît par transformation directe du conjonctif, l'ossification est *intramembraneuse;* lorsque la formation d'os est précédée d'un modèle cartilagineux, l'ossification est *enchondrale*.

Ces deux modes peuvent parfaitement se compléter dans la construction d'un os long car le phénomène fondamental reste le même. Certaines cellules mésenchymateuses, à potentialité ostéogénique, acquièrent progressivement, sous l'effet d'une stimulation appropriée, les caractères des ostéoblastes et se déposent le long d'une trame; elles sécrètent alors une substance préosseuse ou ostéoïde (macromolécules de tropocollagène, précurseur des fibres collagènes, et de protéine polysaccharide); cette substance devient calcifiable (propriété qui lui est conférée par les ostéoblastes eux-mêmes) et des cristaux de phosphate de calcium s'y déposent; les ostéoblastes se trouvent bientôt emprisonnés dans la substance qu'ils ont sécrétée et deviennent peu à peu des ostéocytes. Les dépôts successifs d'ostéoblastes et de matrice constituent de nouvelles lamelles accroissant l'épaisseur des trabécules. Les jeunes ostéocytes restent reliés aux ostéoblastes par de fins processus; le dépôt de matrice osseuse autour de ces prolongements détermine la formation des canalicules du tissu osseux.

Ossification intramembraneuse. Le mésenchyme commence par se condenser en une bande de tissu conjonctif richement vascularisé dans laquelle les cellules entrent en contact les unes avec les autres par des processus; puis apparaissent de fines travées de matrice



Richard Colin

▲ ***Représentation schématique de*** **l'histogenèse d'un os long.**

conjonctive plus dense, à la surface desquelles se rassemblent les cellules anastomosées qui engagent le processus d'ossification. Les travées ainsi édifiées forment de l'os spongieux primaire qui peut continuer à épaissir jusqu'à former un os dense, ménageant seulement des espaces libres autour des vaisseaux sanguins; les lamelles qui se forment alors ont une disposition irrégulièrement concentrique. Les os qui constituent l'exosquelette, tels les os plats du crâne, sont d'origine membraneuse.

Le conjonctif qui entoure l'os nouvellement formé se condense et devient le périoste; les cellules les plus proches de l'os conservent la potentialité de se transformer en ostéoblastes : l'*ossification* dite *périostique* n'est donc qu'une modalité particulière d'ossification membraneuse. Le tissu osseux compact ainsi formé évoque les systèmes haversiens.

— La croissance en épaisseur des os longs, endosquelettiques, a lieu par ce procédé. Des lamelles osseuses se déposent à l'extérieur d'un manchon diaphysaire membraneux pendant qu'une certaine résorption a lieu à l'intérieur, de sorte que la cavité médullaire s'agrandit tandis que l'épaisseur de sa paroi s'accroît lentement. La construction du tissu osseux compact formant la diaphyse des os est presque entièrement le résultat d'une ossification périostique.

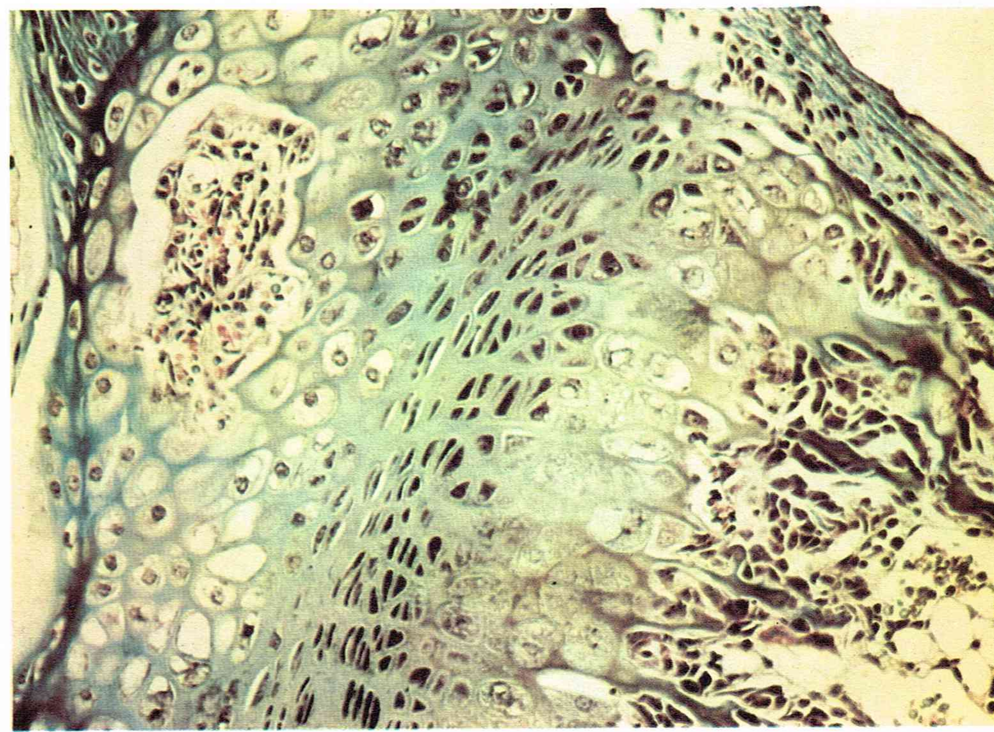
Ossification enchondrale. L'os remplace un modèle cartilagineux. Au centre de la diaphyse cartilagineuse, des chondrocytes dégénèrent et disparaissent; des vaisseaux sanguins venant du conjonctif périostique pénètrent alors dans la diaphyse, se ramifient et s'étendent. Tandis que la cavité médullaire s'agrandit, les cellules cartilagineuses, vers les deux extrémités de la diaphyse, au niveau de la zone de transition avec l'épiphyse, subissent un mode spécial de transformation : elles se multiplient et se disposent en rangées longitudinales séparées par des travées de matrice cartilagineuse; c'est la zone de prolifération ou de cartilage sérié. Puis les chondrocytes s'agrandissent, se chargent de glycogène, se vacuolisent et se désagrègent; c'est la zone de cartilage hypertrophié. Entre les cellules hypertrophiées, les travées de matrice, réduites, se calcifient.

Les capillaires sanguins issus des espaces médullaires de la diaphyse forment des anses qui s'insinuent dans les lacunes élargies des chondrocytes désagrégés; le tissu conjonctif périvasculaire apporte des cellules mésenchymateuses qui se différencient, soit en cellules hématopoïétiques de la moelle osseuse, soit en ostéoblastes; ceux-ci se rassemblent le long des travées de matrice cartilagineuse calcifiée et engagent le processus d'ossification. Ainsi, s'édifie sur toute la largeur de la diaphyse une série de travées osseuses formant une zone transitionnelle d'os spongieux, la *métaphyse*.

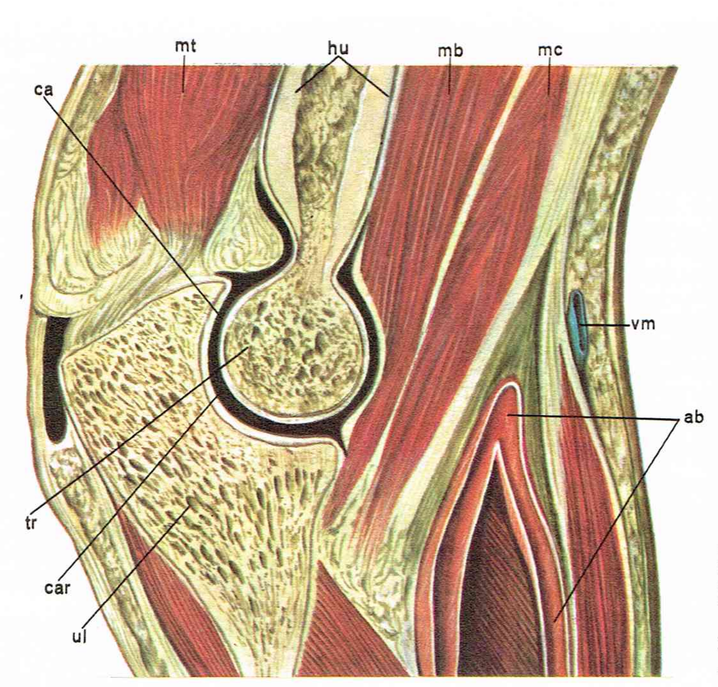
— La *croissance en longueur* de l'os est due au fait que des trabécules osseux métaphysaires continuent à se construire sur les travées cartilagineuses du cartilage hypertrophié, les chondrocytes épiphysaires continuant à se mutiplier; du côté diaphysaire, les extrémités des travées s'érodent et se résorbent sous l'action des ostéoclastes, de sorte que la métaphyse reste d'une longueur à peu près constante. Plus tard (généralement après la naissance) les épiphyses sont le siège d'une ossification de même type mais moins ordonnée qui, peu à peu, construit de l'os spongieux. Entre l'épiphyse ossifiée et la métaphyse subsiste cependant une zone cartilagineuse, la plaque épiphysaire ou cartilage de conjugaison, qui contient un contingent de chondrocytes alignés en colonnes, encore susceptibles de se multiplier puis de donner lieu au processus d'ossification et qui sont par conséquent responsables de toute la croissance en longueur des os chez les jeunes. Vers la fin de la période de croissance la prolifération de ces cellules cartilagineuses ralentit, la plaque épiphysaire s'amincit et finalement disparaît; à partir de ce moment aucune croissance en longueur de l'os n'est plus possible; l'os spongieux de l'épiphyse et celui de la métaphyse viennent en contact l'un de l'autre.

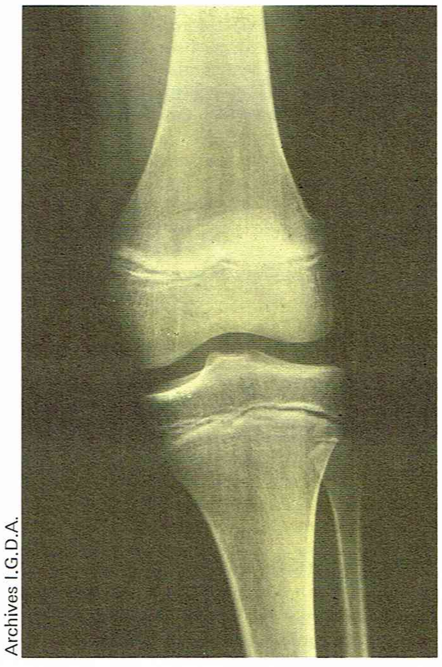
Ce processus d'allongement au niveau de la plaque épiphysaire cartilagineuse est typique des Mammifères. Chez presque tous les non-mammaliens, l'ossification enchondrale partie de la diaphyse se propage vers les

▼ ***Tissu en voie d'ossification;*** **croissance en longueur** ***de l'os (queue de souris de 11 jours).***


M.J. Thillard

▶ *A gauche, type de diarthrose : articulation du coude vue en coupe sagittale ; hu, humérus ; tr, trochlée de l'humérus ; ul, ulna ; ca, cavité articulaire ; car, cartilage articulaire ; mb, biceps ; mc, muscle brachial ; mt, triceps ; ab, artère brachiale ; vm, veine médiane du coude. A droite, radiographie de l'articulation du genou d'un enfant de 13 ans ; on voit nettement le cartilage de conjugaison qui apparaît ici comme une ligne sinueuse au niveau des épiphyses du fémur, du tibia et du péroné.*



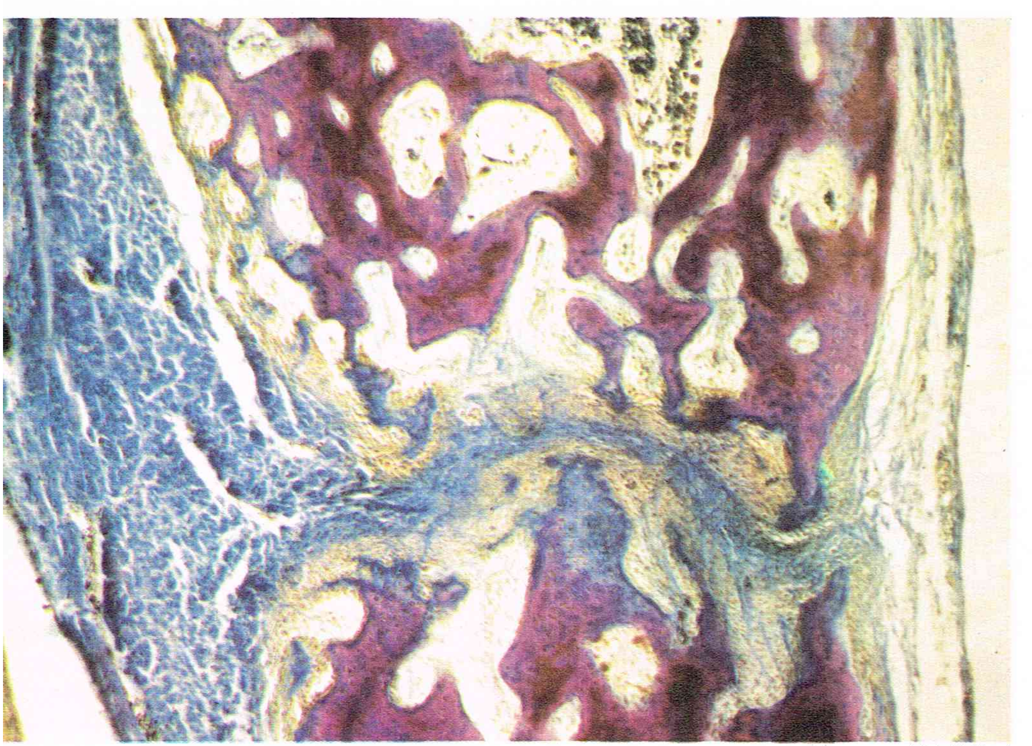


épiphyses où le cartilage subsiste toute la vie, prolifère et assure théoriquement un allongement permanent.

Remaniement interne de l'os. Le renouvellement du tissu osseux est un phénomène d'importance générale dans la biologie du squelette et se manifeste durant toute la vie ; il permet le modelage des os et leur développement harmonieux en fonction des conditions mécaniques à remplir ; d'autre part il assure la mobilité des constituants inorganiques de l'os, lui permettant de jouer son rôle dans le métabolisme minéral de l'organisme.

Dans l'os spongieux, la résorption et la reconstruction successives sont toujours intenses. Cet os spongieux peut : soit persister, étant le siège de remaniements constants mais peu spectaculaires (cas des épiphyses, d'origine enchondrale), soit s'épaissir en os dense (c'est généralement le cas pour les os d'origine membraneuse) ; il fournit alors de l'os compact sans systèmes réguliers (os plats du crâne ou tissu osseux des Téléostéens qui ne demandent que peu de résistance à la flexion) ou bien il subit une réorganisation interne édifiant l'os haversien, typique de la diaphyse des os longs. Sous l'action érosive des ostéoclastes, des cavités apparaissent dans la masse osseuse et deviennent de larges canaux cylindriques orientés longitudinalement où circulent des vaisseaux sanguins ; les ostéoblastes font alors leur apparition et des lamelles osseuses concentriques sont disposées le long des parois de façon centripète ; ainsi s'édifient les ostéones typiques ou systèmes haversiens. Les ostéones ne sont jamais définitifs ; soumis à l'action d'ostéoclastes, ils sont remplacés par de nouvelles générations d'ostéones, plus ou moins décalés par rapport aux précédents ; les générations anciennes constituent les systèmes interstitiels.

▼ *Type de synarthrose au niveau des os frontaux d'un crâne de poussin.*



M.J. Thillard

Le dépôt d'os nouveau et la minéralisation peuvent être suivis par différentes méthodes :

— l'administration d'antibiotiques de la série des tétracyclines qui s'incorporent dans la matrice de l'os en train de se déposer confère une fluorescence en lumière ultraviolette à l'os nouvellement formé ;

— l'examen aux rayons X révèle une opacité plus grande des régions fortement minéralisées, c'est-à-dire des zones de dépôts les plus anciennes ;

— l'autoradiographie après injections d'isotopes radioactifs, ^{45}Ca ou ^{32}P, met par contre en évidence les zones en cours de minéralisation. On utilise également maintenant comme marqueurs des cations étrangers comme ^{226}Ra qui se substitue au calcium ou même le plutonium ^{259}Pu (émettant des particules α) qui a une affinité spéciale pour les constituants organiques de l'os.

Rappelons que l'os a un rôle histophysiologique important. Il constitue un réservoir pour le calcium et le phosphore et il a la charge de maintenir un taux normal de ces éléments dans le sang et d'équilibrer les besoins minéraux des autres tissus. Il y a donc un échange constant de calcium entre l'os et le sang, dont le mécanisme est encore mal connu. Rappelons enfin que les hormones et les vitamines influencent la croissance et le métabolisme du tissu osseux (cf. Biologie, volume I).

Les articulations

Les articulations entre les os sont plus ou moins perfectionnées et complexes selon la mobilité entre les deux os ainsi unis. Lorsque les deux os sont immobilisés l'un sur l'autre, il y a synarthrose, lorsqu'ils sont mobiles l'un par rapport à l'autre, il y a diarthrose.

La *synarthrose* présente plusieurs degrés : dans les synchondroses, les os sont unis par du cartilage (cas de la symphyse pubienne) ; dans les synostoses, le tissu intermédiaire disparaît, les deux os sont immobilisés au niveau de sutures, comme les os du crâne, ou bien se soudent ; dans les syndermoses, la liaison est réalisée par du tissu conjonctif et peut présenter une

certaine souplesse par le développement de ligaments; on parle alors d'amphiarthrose, comme dans le cas des disques intervertébraux.

Dans les *diarthroses*, il y a une cavité articulaire; les extrémités des deux os sont revêtues de cartilage hyalin articulaire, dense, et sont reliées par une capsule qui est en continuité avec le périoste; la couche externe, fibreuse, de la capsule recouvre les ligaments interarticulaires et les tendons; la couche interne, ou synoviale, dont on pense qu'elle sécrète le liquide synovial qui se trouve en petite quantité dans la cavité articulaire, a une structure variable suivant les surfaces qu'elle revêt.

Les muscles squelettiques

Les muscles squelettiques sont faits de tissu musculaire strié à contraction volontaire. Embryologiquement ces muscles dérivent, dans la plupart des cas, des myotomes qui fournissent la musculature somatique fondamentalement métamérisée en myomères. Initialement latérodorsaux, les myotomes s'allongent en direction ventrale parallèlement à l'axe du corps et se transforment en fibres musculaires striées qui s'étendent entre deux myoseptes successifs. A la musculature somatique, assez typique dans le tronc, peuvent s'ajouter, particulièrement dans la tête, des muscles d'origine viscérale dérivés du mésenchyme des lames latérales; l'origine de la musculature appendiculaire est complexe.

Structure générale

Les muscles s'attachent au périoste par des fibres collagènes solides se présentant soit sous forme de cordons, les tendons, soit sous forme de lames, les aponévroses. D'après leur forme et leurs attaches on distingue des *muscles fusiformes* avec des fibres parallèles à la direction de l'effet et deux extrémités tendineuses, des *muscles pennés* dont les fibres prennent une direction oblique par rapport à leur attache qui se fait par des aponévroses. Les différentes parties d'un muscle sont le corps ou ventre et les extrémités (ou chefs), parmi lesquelles on peut en principe distinguer une extrémité fixe, l'origine (proximale), et une extrémité mobile, l'insertion (distale); mais ces points peuvent s'inverser selon les mouvements; il peut y avoir pour un même muscle plusieurs origines et une insertion, et d'autre part plusieurs muscles peuvent s'insérer sur un même tendon. Lorsqu'un tendon frotte sur une protubérance osseuse, il peut se former dans ce tendon des os dits sésamoïdes : ainsi la rotule s'intercale dans le tendon des muscles antérieurs de la cuisse à leur point de réflexion sur le genou; l'attache sur l'os se fait alors selon un angle plus ouvert qui diminue l'effort musculaire.

Les *mouvements*. Suivant les mouvements qu'ils déterminent les muscles peuvent être répartis en différentes catégories, qui ne sont d'ailleurs qu'approximatives car les mouvements sont souvent complexes : muscles extenseurs, dont la contraction ouvre l'angle entre deux os d'un membre, fléchisseurs qui le ferment; adducteurs qui rapprochent le membre vers le plan médian du corps, abducteurs qui l'écartent; protracteurs qui tirent vers l'avant, rétracteurs vers l'arrière, rotateurs qui font tourner un segment, élévateurs et dépresseurs qui élèvent et abaissent une pièce. En réalité, les muscles agissent en groupes, en synergie, pour produire un mouvement; pratiquement, pour une région squelettique donnée, l'action de deux muscles antagonistes s'équilibre.

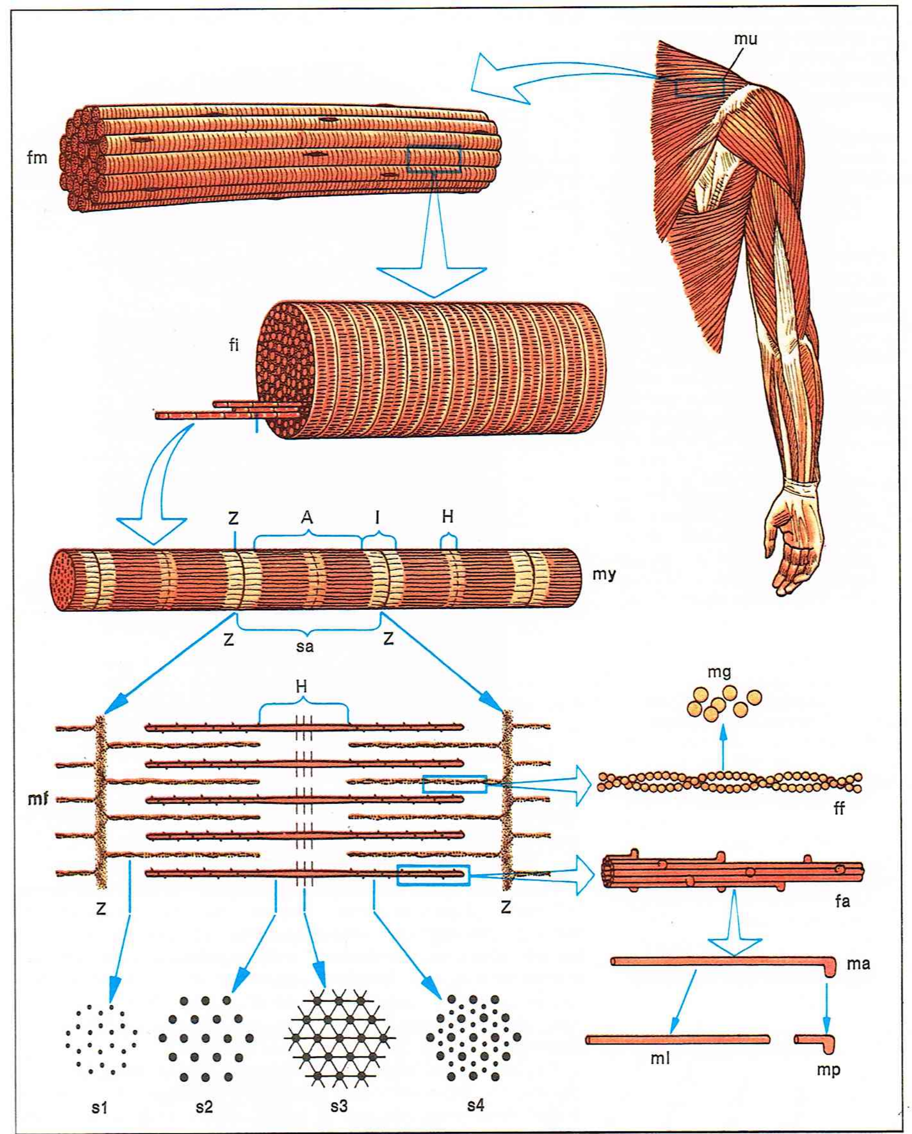
Tissu musculaire strié

Les tissus musculaires sont spécialement adaptés à la fonction de contractilité grâce aux myofibrilles que renferment leurs cellules. Le tissu musculaire squelettique, strié, est caractérisé par des cellules très différenciées, les fibres musculaires striées, disposées parallèlement les unes aux autres, groupées en faisceaux, eux-mêmes rassemblés en muscles. Ce muscle est entouré d'une enveloppe conjonctive, ou épimysium, qui envoie entre les faisceaux des septes constituant le périmysium, accompagné d'un riche réseau capillaire et nerveux. Les fibres sont allongées en cylindres de longueur exceptionnelle (jusqu'à plusieurs centimètres); elles sont entourées par une membrane, le sarcolemme; elles sont plurinucléées et leur cytoplasme, ou sarcoplasme, se différencie en myofibrilles. Les myofibrilles, aussi longues que la fibre, sont hétérogènes, présentant une alternance régulière de zones ayant une composition et des propriétés différentes : des bandes sombres, biréfringentes ou anisotropes : A; des bandes claires, isotropes : I. Chacune de celles-ci est partagée en deux par une membrane très mince, le disque Z, qui est en continuité avec les autres disques Z situés au même niveau dans les myofibrilles voisines, formant ainsi une membrane qui traverse le sarcoplasme de la fibre et s'attache au sarcolemme. Comme les bandes des myofibrilles d'une fibre sont situées au même niveau, la fibre elle-même paraît striée transversalement. On appelle *sarcomère* les portions de myofibrilles allant d'un disque Z au suivant.

L'ultrastructure des myofibrilles a été précisée par la microscopie électronique.

Les myofibrilles sont constituées par des protéines contractiles disposées en *myofilaments*. Il y en a deux sortes différant par les dimensions et la composition chimique. L'arrangement en bandes transversales du muscle strié reflète l'arrangement de ces deux séries de filaments submicroscopiques : les filaments de *myosine* épais (100 Å de diamètre et 1,5 μ de long) et les filaments d'*actine*, plus fins (50 Å de diamètre).

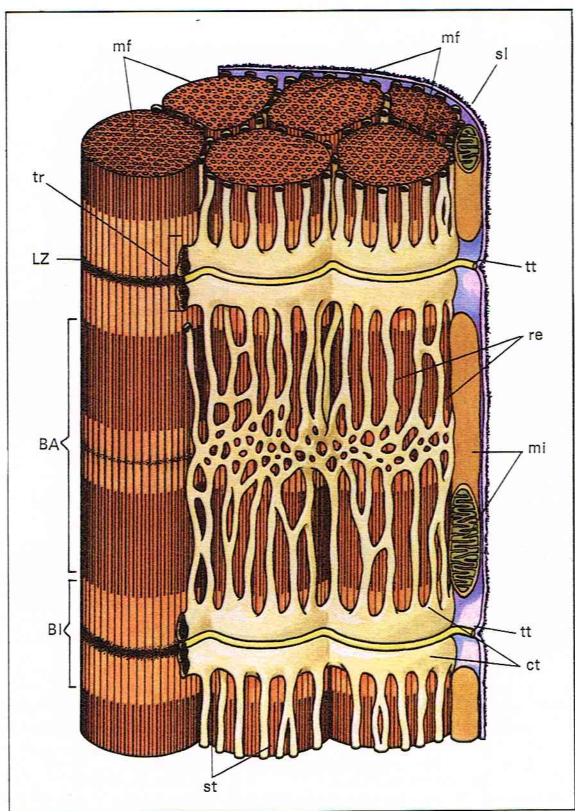
Les filaments fins d'actine montrent à très fort grossissement une disposition en chapelet et semblent constitués de deux subunités (55 Å) formant deux cordons enroulés en hélice. Autour de chaque myofibrille, le réticulum sarcoplasmique forme un système de sarcotubules ou réseau continu de canalicules. Les mitochondries sont abondantes là où les éléments contractiles travaillent, fournissant une source d'énergie chimique (adénosine triphosphatase).



I.G.D.A.

▲ *Organisation d'un* **muscle squelettique** *depuis son aspect macroscopique jusqu'à sa structure submicroscopique; mu, muscle; fm, faisceau musculaire; fi, fibre; my, myofibrille avec disque Z, bande A (sombre), bande I (claire), bande H et le sarcomère, sa (segment Z-Z); mf, myofilaments (détail segment Z-Z); avec la zone H et les sections s_1, s_2, s_3, s_4 de la myofibrille; mg, molécules d'actine; ff, filament d'actine; fa, filament de myosine; ma, molécule de myosine; ml, méromyosine légère; mp, méromyosine lourde.*

▶ *Représentation schématique d'une* fibre musculaire striée de muscle squelettique *de grenouille, montrant la disposition du réticulum sarcoplasmique (re) autour des myofibrilles (mf). Les sarcotubules (st) orientés longitudinalement fusionnent en éléments transversaux appelés* cisternae *terminaux (ct); de fins tubules transversaux (tt) s'insinuent dans le sarcoplasme à partir du sarcolemme (sl) qui entoure les myofibrilles et forment avec les deux* cisternae *terminaux qui les flanquent les trois éléments des triades du réticulum (tr) dont la disposition varie d'une espèce à l'autre (ici ils sont situés au niveau de la ligne Z, LZ). Sont également indiquées les bandes A (BA), I (BI) et les mitochondries (mi).*



I.G.D.A.

Étude anatomique

Au point de vue histologique, on distingue des os d'origine membraneuse, formés directement dans le derme, qui édifient l'exosquelette, et des os enchondraux, dont la formation est précédée d'un modèle cartilagineux, qui édifient l'endosquelette. En fait, certaines parties du squelette sont d'origine mixte, associant des pièces exosquelettiques à des pièces endosquelettiques.

Au point de vue anatomique le squelette peut être divisé en trois groupes de constituants : le squelette zonal (colonne vertébrale, côtes, sternum); le squelette zonal et appendiculaire (ceintures et membres); le squelette crânien (neurocrâne et splanchnocrâne).

Squelette axial

La première manifestation d'un squelette axial est l'apparition de la corde dorsale. Rappelons à ce sujet que le phylum des Cordés groupe deux embranchements : celui des Procordés, dont le squelette axial se limite à la corde dorsale, et celui des Vertébrés dont la corde dorsale, toujours présente chez l'embryon, disparaît plus ou moins complètement tandis que se développent les vertèbres.

La **corde dorsale.** Elle dérive des cellules du mésoblaste qui se condensent sur la ligne médio-dorsale, juste sous le tube neural, formant une mince tigelle. Les cellules se vacuolisent et deviennent alors turgescentes, donnant à la corde sa rigidité. La corde sécrète la double gaine qui l'entoure : gaine fibreuse interne, assez épaisse, gaine élastique externe, moins épaisse mais plus dense.

La **colonne vertébrale.** Squelette axial typique des Vertébrés, la colonne vertébrale est formée d'une série de pièces squelettiques métamérisées, les vertèbres, cartilagineuses ou ossifiées, qui se forment autour de la corde à partir des sclérotomes et qui protègent la moelle épinière.

● *Structure des vertèbres :* une vertèbre typique comporte trois constituants : — un centre ou corps édifié autour de la corde, de forme variable; — un arc neural dorsal qui délimite le canal rachidien dans lequel est logée la moelle épinière; — un arc neural, ventral, inconstant. Chaque vertèbre porte un certain nombre d'apophyses, dépendant principalement de l'arc neural (voir schéma ci-dessous à gauche).

● *Origine des vertèbres :* le mésenchyme squelettogène issu des sclérotomes forme un revêtement continu autour de la corde dorsale, de la moelle épinière et de l'aorte. A partir de ce mésenchyme péricordal la formation des vertèbres est plus ou moins complexe.

Chez les Sélaciens, les centres vertébraux résultent de la fusion de plusieurs constituants : arcocentre, autocentre, cordacentre.

Chez les Amniotes, les sclérotomes sont partiellement divisés en une portion crâniale et une portion caudale. Le mésenchyme péricordal issu de ces sclérotomes se segmente pour édifier les vertèbres de façon telle que l'ébauche du centre vertébral se forme à partir du mésenchyme de deux demi-sclérotomes successifs; les vertèbres seront donc à cheval sur deux métamères, ceci étant bien marqué par la position des artères segmentaires. Le centre, par son origine péricordale, est un autocentre.

Les **côtes.** Éléments squelettiques segmentaires, les côtes sont articulées ou soudées sur les vertèbres à leur extrémité proximale, l'autre extrémité étant libre ou venant se souder ventralement au sternum; elles sont situées dans les myoseptes, cloisons conjonctives de la musculature pariétale.

On distingue : des côtes dorsales, articulées sur les apophyses transverses des vertèbres, situées aux intersections des myoseptes avec le septum horizontal; des côtes ventrales, insérées sur les basapophyses, qui occupent les lignes d'attache des septes transverses sur la paroi cœlomique. En fait, la distinction est incertaine et les homologies entre les côtes des Poissons et celles des Tétrapodes est difficile à établir.

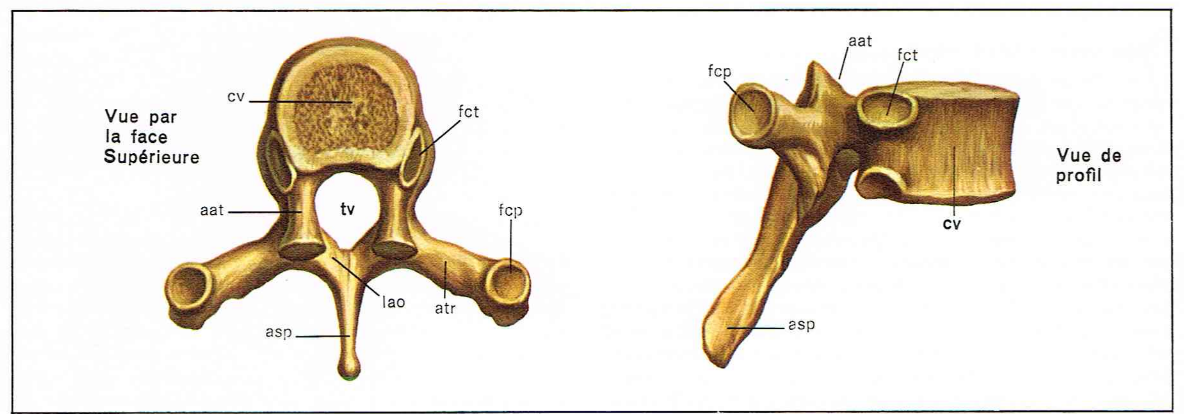
Le **sternum.** C'est une pièce endosquelettique impaire qui existe seulement chez les Tétrapodes et qui se développe de façon indépendante dans la paroi ventrale antérieure du tronc. Il se relie généralement à la ceinture pectorale et aux côtes thoraciques. Son apparition au cours de l'évolution est obscure.

Évolution du squelette axial et de sa musculature chez les Vertébrés.

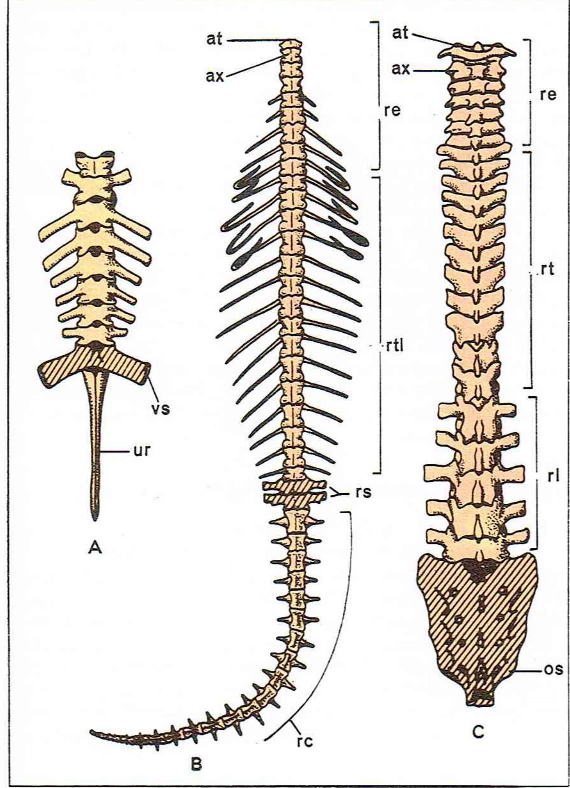
— *Les Cyclostomes.* La corde persiste intégralement, constituant le principal élément du squelette axial. Les vertèbres ne sont qu'ébauchées, et se réduisent à des plaques cartilagineuses formant des arcs rudimentaires.

— *Les Poissons.* Certains Poissons, primitifs à cet égard (Holocéphales, Dipneustes, Chondrostéens), ne sont

▶ *Une vertèbre thoracique de Mammifère vue par la face supérieure (à gauche) et de profil (à droite) : asp, apophyse épineuse dorsale; lao, lame de l'arc vertébral; atr, apophyse transverse; fcp, facette costale du processus transverse pour l'articulation du tuberculum de la côte; aat, zygaphophyse antérieure ou apophyse articulaire de la vertèbre pour la vertèbre précédente; tv, trou vertébral; cv, corps vertébral; fct, facette costale du corps vertébral.*



I.G.D.A.



I.G.D.A.

◀ *Schéma comparatif de trois* **colonnes vertébrales;** *A, d'un Anoure* **(Bufo sp.)**; *B, d'un Reptile* **(Uromastix sp.)**; *C, de l'homme; at, atlas; ax, axis; re, région cervicale; rtl, région thoraco-lombaire; rt, région thoracique (ou dorsale); rl, région lombaire; rs, région sacrée; rc, région caudale; ur, urostyle; vs, vertèbre sacrée; os, os sacré (ou sacrum).*

guère différents des Cyclostomes : corde persistante et vertèbres réduites aux arcs. Chez les Sélaciens, la corde persiste entre les vertèbres, mais elle est fortement comprimée et réduite au centre des vertèbres; il en est de même, avec une dégénérescence accentuée, pour les Téléostéens.

La colonne vertébrale se divise en deux régions sans limite tranchée : la région antérieure, ou troncale, où les vertèbres portent des côtes ventrales sur les basapophyses, et la région postérieure ou caudale, où les vertèbres portent des arcs hémaux entourant artère et veine caudales. Les centres vertébraux sont amphicœles, biconcaves.

Chez les Sélaciens, les vertèbres sont cartilagineuses calcifiées; les arcs neuraux et les arcs hémaux sont formés chacun par deux paires de plaques. Chez les Téléostéens, les vertèbres sont ossifiées; les arcs neuraux se prolongent par une épine neurale, ils portent des pré- et postzygapophyses plus ou moins rudimentaires. Certains Téléostéens (Clupéiformes, Cypriniformes) ont des côtes dorsales, en plus des ventrales, et possèdent des ossifications dermiques intermusculaires, les arêtes.

Chez les Poissons, la première vertèbre est immobilisée sur le crâne, et il n'y a aucune souplesse de la tête sur le tronc.

Dans le tronc, la *musculature* pariétale, somatique, est, chez les Poissons, régulièrement métamérisée en myomères séparés par des myoseptes de forme plus ou moins compliquée. Un septum horizontal tendu entre la gaine cordale et la paroi du corps sépare la musculature en deux portions, épiaxiale et hypoaxiale. Cette musculature joue le rôle principal dans la propulsion par création d'ondes alternées de contraction dans les myomères.

— *Les Tétrapodes.* La corde disparaît au cours de l'organogenèse, à quelques exceptions près; chez les Mammifères le tissu vacuolaire qui occupe le centre des disques intervertébraux est interprété comme un reliquat de la corde.

Avec le passage de la vie aquatique à la vie terrestre et le développement des membres de nouvelles différenciations régionales apparaissent dans la colonne vertébrale des Tétrapodes et seront plus accentuées chez les Amniotes. Le crâne devient mobile sur la première vertèbre; chez les Amniotes des vertèbres cervicales se différencient avec l'apparition du cou. Les vertèbres dorsales portent des côtes, du moins les plus antérieures.

La ou les dernières vertèbres troncales sur lesquelles vient s'appuyer la ceinture pelvienne deviennent vertèbres sacrées; les caudales sont plus ou moins modifiées. Les zygapophyses des vertèbres sont bien développées et portent des facettes articulaires permettant une articulation efficace entre les vertèbres.

Les côtes typiques sont bicipitales, c'est-à-dire possédant deux têtes articulaires : le capitulum s'articule sur une parapophyse du centre vertébral, le tuberculum s'appuie sur la diapophyse de l'arc neural (mais les deux têtes peuvent fusionner, ou l'une des deux disparaître, la côte devenant monocéphale, ce qui est fréquent pour les dernières côtes). Le sternum apparaît, relié ou non aux côtes.

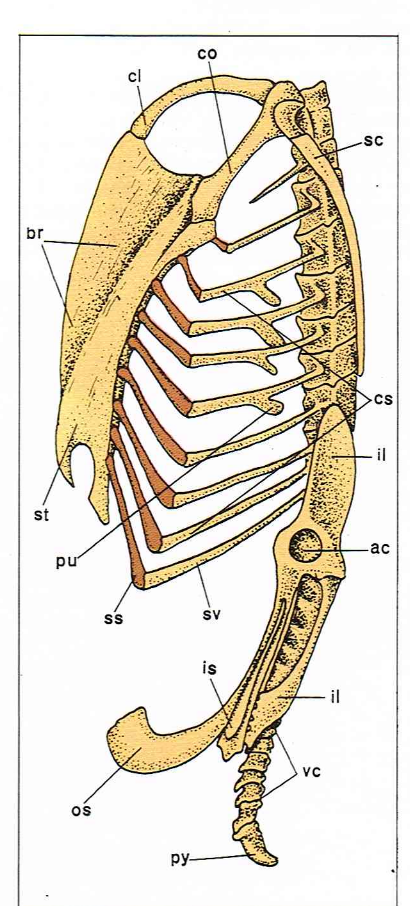
● *Les Amphibiens.* Les centres vertébraux sont généralement procœles (face antérieure concave, face postérieure convexe) chez les Anoures, opisthocœles chez les Urodèles. La première vertèbre est encore peu modifiée mais présente deux dépressions pour l'articulation des condyles du crâne. Les suivantes ne portent pas de côtes, ou alors très réduites. Il n'y a qu'une vertèbre sacrée munie de forts processus transverses. Chez les Anoures, les vertèbres caudales sont soudées en un urostyle. Le sternum n'est pas relié au squelette axial.

● *Les Reptiles.* Avec les Reptiles apparaît un cou et donc la différenciation de vertèbres cervicales. La première, très modifiée dans sa structure, devient l'atlas qui peut pivoter autour d'une apophyse odontoïde portée par la 2e vertèbre, l'axis.

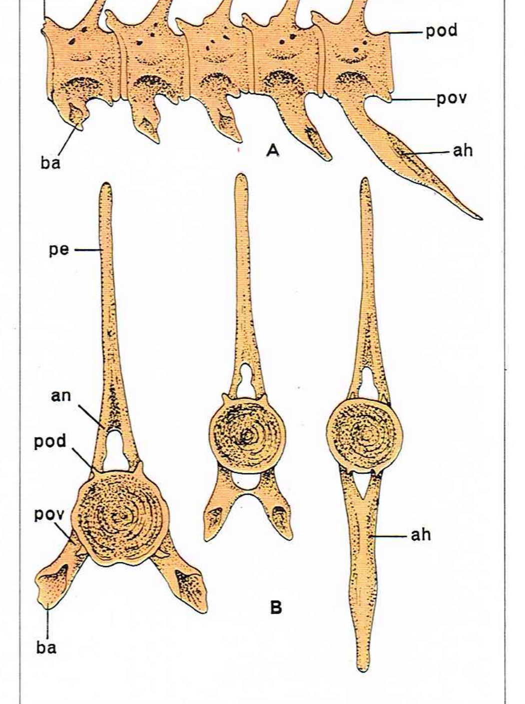
La région sacrée comporte deux vertèbres. Les vertèbres caudales portent des arcs neuraux et des arcs hémaux (ou os en chevrons), mais les dernières se simplifient. Les centres vertébraux sont généralement procœles.

Les côtes, en général bien développées, rejoignent le sternum; excepté chez les crocodiles, elles sont monocéphales, s'appuyant sur le corps vertébral par le capitulum. Le sphénodon et les crocodiles possèdent une série de côtes ventrales dans la musculature abdominale, les gastralia.

L'allure de la colonne vertébrale est aussi diverse que le sont les Reptiles eux-mêmes. Ainsi les serpents ont un nombre de vertèbres qui varie de 100 à 400 et leur



I.G.D.A.



I.G.D.A.

▼ *A gauche,* **squelette du tronc** *d'un Oiseau* **(Cygnus sp.)**; *cl, clavicule; sc, scapula; co, coracoïde; br, bréchet; st, sternum; il, ilion; ac, acétabulum; is, ischion; vc, vertèbres caudales; py, pygostyle; os, os pubien; cs, côtes; pu, processus (apophyse) unciné; ss, segment sternal; sv, segment vertébral d'une côte. A droite, portion de la colonne vertébrale (au niveau de la transition entre le tronc et la queue), A, et vertèbres correspondantes, B, vues par la face caudale, d'un Poisson (le denté commun) : pd, prézygapophyse dorsale; ba, basapophyse; pe, processus (apophyse) épineux; an, arc neural; pod, postzygapophyse dorsale; pov, postzygapophyse ventrale; ah, arc hémal.*

articulation est perfectionnée par la présence d'un système articulaire supplémentaire spécial, impair, ce dispositif facilitant les ondulations et l'enroulement du corps. Toutes les vertèbres portent des côtes (impliquées dans la reptation) ; il n'y a pas de sternum, ni de différenciation de vertèbres sacrées. Par contre les tortues ont un nombre réduit de vertèbres dorsales dont les arcs neuraux sont soudés à la carapace ; les côtes s'associent aux plaques osseuses dermiques pour former la carapace.

● *Les Oiseaux*. Le squelette axial est très spécialisé, adapté aux efforts auxquels il est soumis pendant le vol : la forme des centres vertébraux est originale, hétérocœle ou en forme de selle (la surface antérieure est concave vue de face et convexe vue de profil, la surface postérieure présentant le phénomène inverse). Les vertèbres cervicales, souvent nombreuses, permettent une remarquable souplesse du cou.

L'ensemble vertèbres thoraciques, côtes, sternum, réalise une cage thoracique qui joue un rôle essentiel dans la ventilation pulmonaire. Les dernières vertèbres thoraciques, les lombaires, les sacrées et les premières caudales se soudent en une masse osseuse, le synsacrum : les apophyses transverses y conservent plus ou moins leur individualité mais sont soudées au bassin ; les dernières vertèbres caudales, fusionnées en un pygostyle, portent les plumes rectrices.

● *Les Mammifères*. Le squelette axial des Mammifères supporte tout le poids des viscères ; la colonne vertébrale doit être résistante et donner appui à des muscles, mais garder sa souplesse, ce qui explique le développement et le perfectionnement des apophyses.

Les centres vertébraux sont biplans ou acœles, articulés souplement entre eux par les disques intervertébraux.

Les vertèbres cervicales, quelle que soit la longueur du cou, sont au nombre de 7 (à part quelques rares exceptions, chez les Xénarthres). L'axis porte une apophyse odontoïde bien développée très mobile sur l'atlas (la rotation de la tête a principalement lieu à ce niveau). Les vertèbres thoraciques, en nombre variable, ont des apophyses saillantes ; elles portent des côtes bicéphales (le capitulum est articulé sur deux demi-facettes de centres vertébraux successifs). Les côtes antérieures sont rattachées au sternum par un segment cartilagineux ; les suivantes, ou fausses côtes, s'appuient sur la partie sternale de la dernière vraie côte ; les dernières, flottantes, se terminent librement.

Le sternum se caractérise par une subdivision en sternèbres articulées entre elles, constituant la portion principale en avant de laquelle un manubrium donne appui aux clavicules ; le nombre de sternèbres varie comme celui des côtes rejoignant le sternum.

Les vertèbres lombaires (4 à 7) sont souvent plus longues que les autres et leurs apophyses transverses, développées, sont dirigées vers l'avant. Elles peuvent porter des apophyses supplémentaires d'articulation entre elles, les métapophyses, dorso-latérales. Les vertèbres sacrées (3 à 5) se soudent en une pièce unique, le sacrum ; la première de ces vertèbres, élargie, porte les surfaces articulaires pour l'ilion de la ceinture pelvienne. Le nombre des vertèbres caudales, toujours plus réduites que les précédentes, est extrêmement variable : jusqu'à 50 chez le pangolin, 4 rudimentaires soudées en un coccyx chez l'homme.

La musculature pariétale des Tétrapodes perd son rôle locomoteur ; elle subit une réduction et se transforme ; le septum horizontal régresse mais la division dorso-ventrale reste marquée par les apophyses transverses des vertèbres ; la portion épiaxiale maintient la rigidité de la colonne vertébrale en même temps qu'elle lui assure des mouvements variés ; la portion hypoaxiale soutient les viscères, formant des feuillets le long du ventre et des flancs : muscles obliques, transverse, grand droit de l'abdomen.

Squelette zonal et appendiculaire

Il existe deux types d'appendices chez les Vertébrés : les nageoires des Poissons et les membres marcheurs ou chiridiens des Tétrapodes. Ces appendices se répartissent en deux catégories : les membres impairs, situés dans le plan sagittal, soutenus par un squelette en liaison avec la colonne vertébrale, qui sont toujours de type nageoire et en nombre variable ; les membres pairs, de type nageoire ou de type chiridien, qui sont articulés sur deux ceintures (une paire par ceinture) logées dans la musculature pariétale, la ceinture pectorale antérieure et la ceinture pelvienne postérieure.

Le squelette des nageoires et des membres peut rester cartilagineux ou s'ossifier. Les nageoires paires et impaires ainsi que la ceinture pectorale sont généralement constituées par l'association de pièces endo- et exosquelettiques, tandis que le membre chiridien et la ceinture pelvienne sont exclusivement endosquelettiques.

Les nageoires impaires

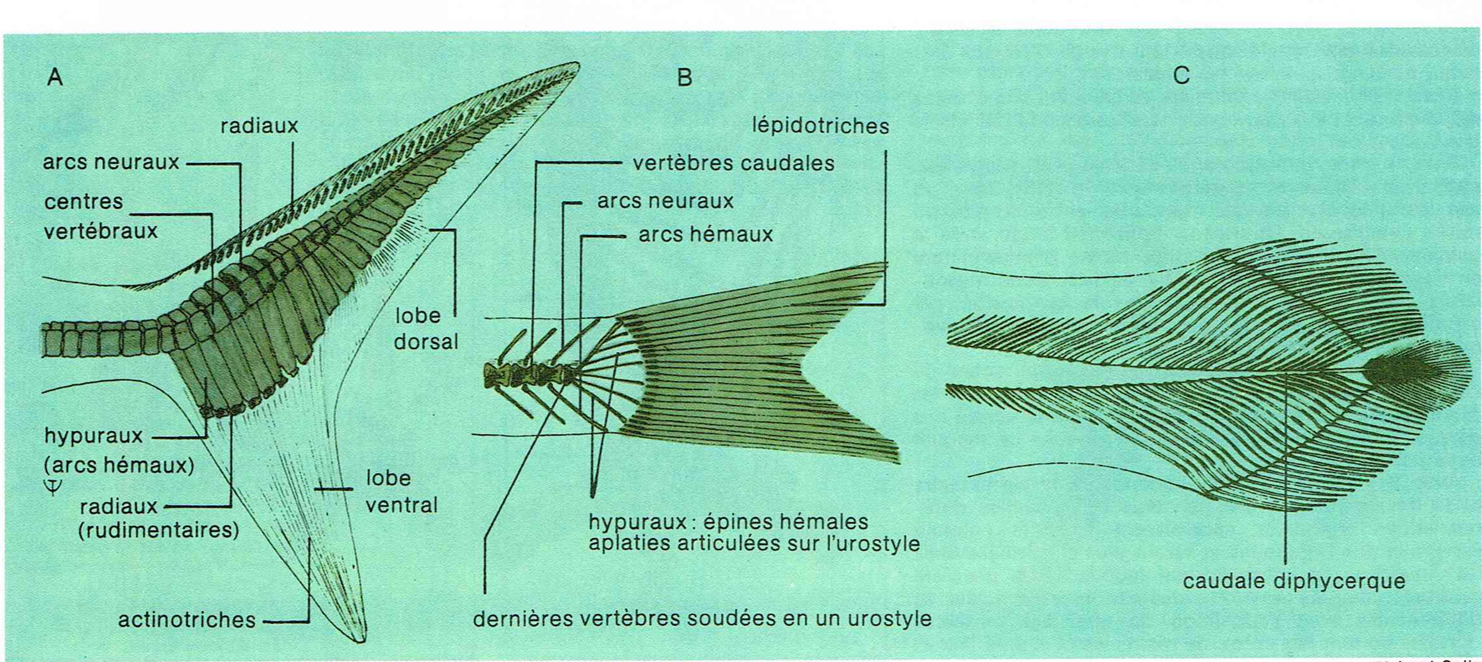
Les nageoires impaires se répartissent ainsi : une à trois dorsales, une ou deux anales et une caudale. Elles sont peu distinctes chez les Agnathes, qui possèdent uniquement des nageoires impaires dont le squelette se réduit à des simples baguettes cartilagineuses.

Nageoires dorsales et anales

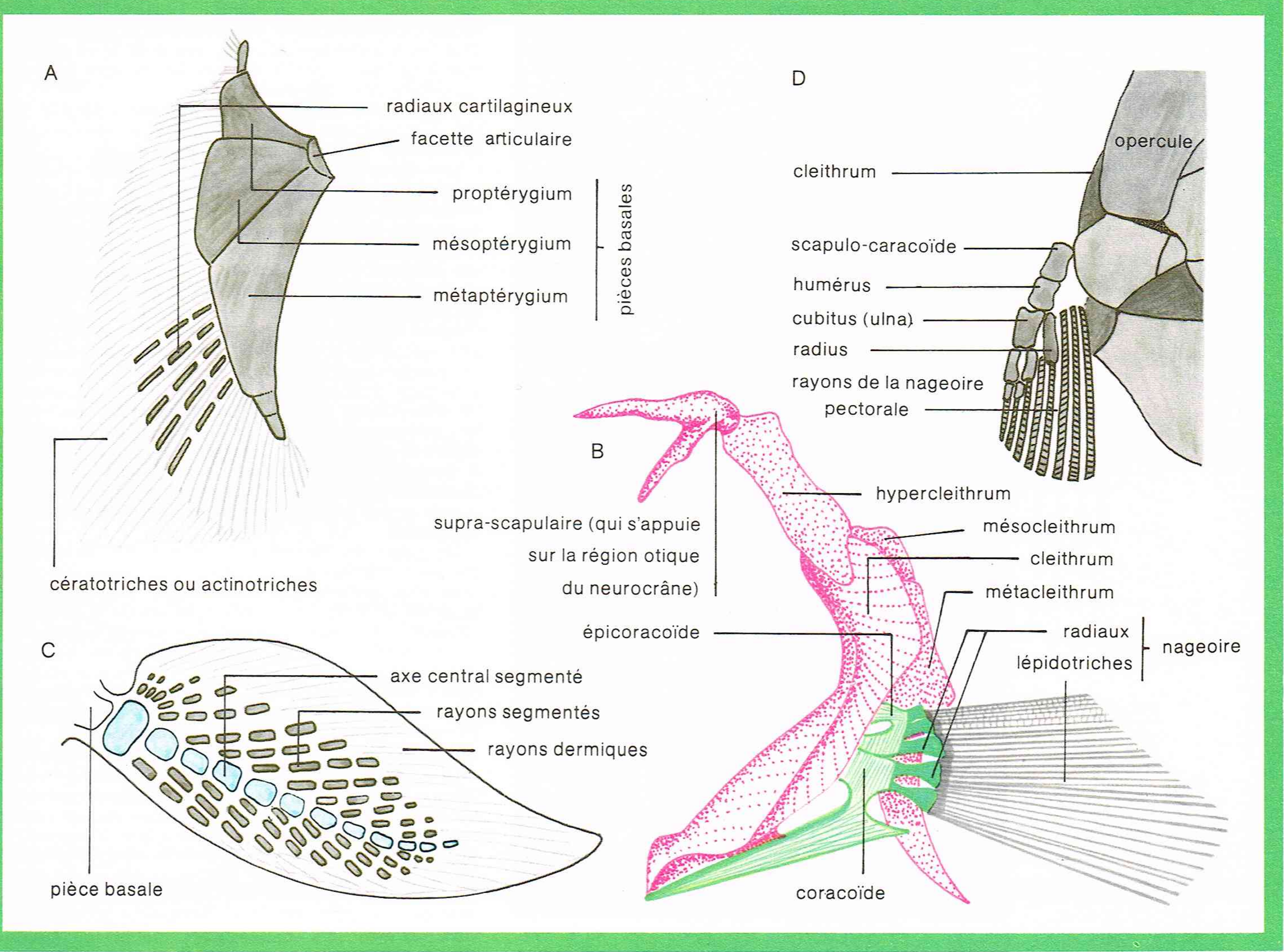
— Chez les Chondrichthyens, l'endosquelette est constitué par un petit nombre de radiaux pluriarticulés qui pénètrent dans la base du repli natatoire ; ils peuvent rester indépendants ou bien leur base peut fusionner en une ou plusieurs pièces basales, reliées secondairement aux arcs neuraux et hémaux des vertèbres. La muscula-



▼ *Trois types de nageoires caudales de Poissons ; A, nageoire caudale* **hétérocerque** *de Lamna (Galéiforme) typique des Chondrichthyens actuels ; B, nageoire caudale* **homocerque**, *typique des Téléostéens : d'apparence externe symétrique, elle a une structure squelettique asymétrique, bien visible chez une jeune carpe. C, nageoire caudale* **diphycerque** *symétrique de cœlacanthe (Crossoptérygien actuel)*



Richard Colin



Richard Colin

▲ ***Représentation schématique des quatre types principaux de*** **nageoires pectorales :** ***A, nageoire*** **tribasale** ***d'un Chondrichthyen*** **(Squatina)*; B, ceinture pectorale et nageoire*** **pluribasale** ***d'un Actinoptérygien (mérou); en vert, la ceinture primaire endosquelettique, en rouge, la ceinture secondaire exosquelettique; C, nageoire monobasale*** **bisériée,** ***typique chez le Dipneuste*** **Neoceratodus*; D, nageoire*** **monobasale** ***de Crossoptérygien Rhipidistien*** **(Eustenopteron).**

ture s'attache sur l'endosquelette. L'exosquelette est formé par des rayons faits d'une scléroprotéine fibreuse de consistance cornée : les *actinotriches* (appelés aussi *cératotriches*), disposés en deux nappes parallèles dont la base recouvre les extrémités distales des radiaux; ils soutiennent la partie périphérique de la nageoire.

— Chez les Ostéichthyens, les radiaux sont situés dans le septum dorsal médian qui sépare les deux masses musculaires pariétales et comportent deux parties : l'axonoste basal, ossifié, et le baséoste, très court (cartilagineux ou osseux); ils sont surmontés par les rayons exosquelettiques, lesquels supportent seuls la nageoire proprement dite. Ces rayons sont de deux types : des rayons segmentés, flexibles, généralement ramifiés, les *lépidotriches,* d'origine paire mais fusionnés en une seule rangée (ce sont les seuls rayons qui existent chez les Téléostéens dits Malacoptérygiens, même s'ils durcissent et se transforment en aiguillons); des rayons simples, non segmentés, d'origine impaire, qui se trouvent à la partie antérieure des nageoires dorsales et anales des Téléostéens dits Acanthoptérygiens; parfois, des actinotriches (refoulés par la croissance des rayons osseux) existent à la périphérie des lépidotriches.

Quelques modifications des nageoires impaires sont à signaler. Chez le rémora, la nageoire dorsale devient un appareil de fixation (disque céphalique). Chez le xiphophore, certains rayons de la nageoire anale sont très allongés chez le mâle, formant un gonopode, ou organe copulateur (les Poissons de cette famille sont vivipares).

Nageoire caudale

La nageoire caudale joue un rôle dans la propulsion en amplifiant les ondulations du corps. La nageoire caudale des Poissons peut revêtir trois formes : hétérocerque, homocerque et diphycerque (voir schémas ci-contre).

La nageoire caudale des Mammifères aquatiques, Cétacés et Siréniens, est dépourvue d'un véritable support squelettique; elle s'étale dans un plan horizontal de part et d'autre de l'extrémité de la colonne vertébrale.

Les membres pairs et les ceintures

Nageoires paires et ceintures des Poissons

La ceinture pectorale des Chondrichthyens est simple. Elle se compose de deux demi-arcs cartilagineux soudés ventralement, situés dans la paroi du corps juste en arrière de la région branchiale, sans liaison avec le squelette axial (sauf chez les raies, où la partie supérieure rejoint de chaque côté la colonne vertébrale); à la limite des portions ventrale et latéro-dorsale, se situe un condyle articulaire pour la nageoire.

Chez les Ostéichthyens, la ceinture endosquelettique est réduite à deux pièces, le coracoïde et l'épicoracoïde, sur lesquelles s'appuie la nageoire. La partie la plus importante de la ceinture est exosquelettique : les os dermiques forment deux demi-arcs limitant le bord postérieur de la chambre branchiale; le principal est le *cleithrum,* sur lequel s'appuient les pièces endosquelettiques, qui rejoint son symétrique sur la ligne médioventrale; dorsalement, de petits os dermiques unissent le cleithrum à la région otique du crâne.

Les nageoires pectorales sont construites suivant quatre types principaux : le type tribasal des Chondrichthyens; le type pluribasal des Actinoptérygiens; le type monobasal bisérié des Dipneustes; le type monobasal des Crossoptérygiens Rhipidistiens (fossiles) [voir schémas ci-dessus].

La ceinture pelvienne est toujours une structure très simple, libre dans la musculature abdominale; elle est constituée par une plaque cartilagineuse ou deux petits



▶ *La structure des nageoires paires des Téléostéens est souvent modifiée; ainsi l'atrophie des nageoires est généralement liée à l'allongement du corps comme chez les Syngnathiformes, tel cet hippocampe.*

G. Mazza

os reliés entre eux. Les nageoires pelviennes sont généralement plus réduites que les pectorales. Chez les Sélaciens mâles, des éléments cartilagineux disposés dans le prolongement du métaptérygium constituent un organe copulateur ou ptérygopode.

Bien que la classification des Actinoptérygiens ne puisse pas scientifiquement être fondée sur la disposition et la structure des nageoires, on peut suivre au cours de l'évolution de ces animaux un déplacement des nageoires pelviennes en direction crâniale, passant d'une position abdominale à une position pectorale ou jugulaire, qui, dans les grandes lignes, va de pair avec le passage d'un état Malacoptérygien à un état Acanthoptérygien (voir les rayons des nageoires).

Des modifications apparaissent souvent dans la structure des nageoires paires des Téléostéens, en relation avec le mode de vie ou de déplacement.

Les nageoires peuvent se transformer en appareil de fixation chez des Poissons littoraux vivant dans des courants. Ainsi, chez les gobies, les deux os pelviens situés en position thoracique se soudent en une plaque pelvienne articulée sur la ceinture pectorale et donnant insertion à des muscles. Le lépadogaster (Gobiésocidé) se fixe aux rochers ou aux galets par une double ventouse de fixation : l'organe antérieur ressemble à celui des gobies, et l'organe postérieur a une armature composée de trois plaques osseuses dont les homologies sont douteuses; ces plaques sont entourées par un bourrelet musculaire et rattachées à la plaque pelvienne par des muscles protracteurs. Citons encore les périophthalmes, des Poissons très curieux qui vivent dans les marécages littoraux tropicaux et peuvent rester hors de l'eau, sautillant sur la vase et grimpant sur des racines; ils possèdent à la fois des pectorales pédiculées et musclées, qui leur servent de pattes, et des pelviennes modifiées en ventouse, comme les gobies.

Un mode de locomotion très différent est celui des Poissons volants, les Exocétidés; leurs nageoires pectorales sont extrêmement développées, plus longues que la moitié du corps, et le lobe inférieur de la caudale est hypertrophié; cette nageoire leur sert à prendre de la vitesse, la tête et le tronc sortant déjà hors de l'eau, tandis que la queue, encore immergée, continue à vibrer; en même temps, les pectorales se déploient. Ce Poisson peut effectuer des vols planés de plus de dix secondes et atteignant parfois une centaine de mètres.

Membres chiridiens et ceintures des Tétrapodes

Le passage de la vie aquatique à la vie terrestre est marqué par une série de transformations considérables, dont l'une des plus complexes est l'apparition des membres locomoteurs pentadactyles, ou membres chiridiens. Les nageoires ne jouent qu'un faible rôle dans le soutien du corps et la locomotion et leur musculature est réduite, tandis que le membre chiridien soulève le corps et le déplace; ce rôle implique l'existence d'articulations entre ses segments et le développement d'une musculature importante.

Dès son origine, le membre chiridien n'a existé que sous une seule forme, et, à part quelques adaptations particulières, la structure des ceintures et des membres est remarquablement constante dans la série des Tétrapodes. Le plan fondamental qui sera retrouvé chez tous les Vertébrés terrestres est donné dans le tableau ci-contre.

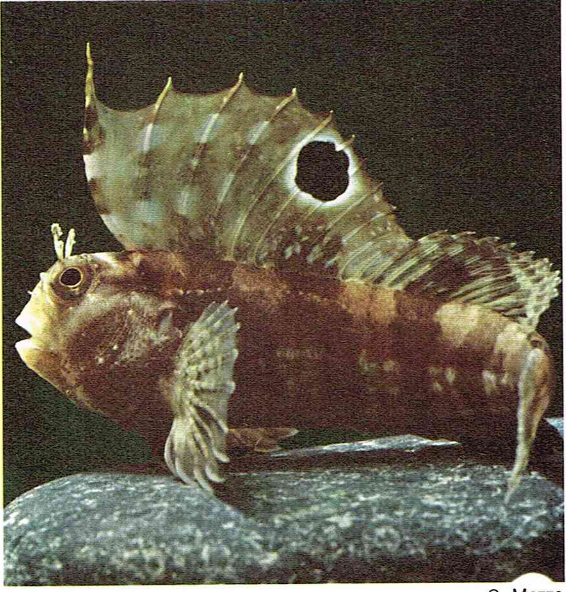
● *L'origine du membre chiridien*

Bien que la question soit encore discutée et que de nombreuses théories soient proposées, il est admis généralement que l'origine du membre chiridien pentadactyle est à rechercher chez les Crossoptérygiens Rhipidistiens; les mieux connus de ces fossiles du Dévonien sont *Eusthenopteron* et *Sauripterus*. Les éléments du stylopode et du zeugopode de ces Crossoptérygiens et des Tétrapodes montrent une similitude d'organisation. L'élément proximal de la nageoire pectorale, qui s'articule sur la ceinture par un condyle, peut être homologué au stylopode (humérus). L'organisation générale des éléments zeugo-autopodiens est comparable; ils se branchent en deux systèmes indépendants sur le stylopode : le premier comporte un os homologue du radius prolongé par une seule série de pièces; le second système, plus important, comprend un os homologue de l'ulna qui porte toutes les autres pièces. Il est cependant difficile d'homologuer les éléments de l'autopode des Vertébrés terrestres avec ceux de l'extrémité distale de la nageoire crossoptérygienne. Plusieurs théories s'opposent à ce sujet.

Quoi qu'il en soit, le passage de la nageoire au chiridium fait intervenir d'importants changements d'orientation des différents segments.

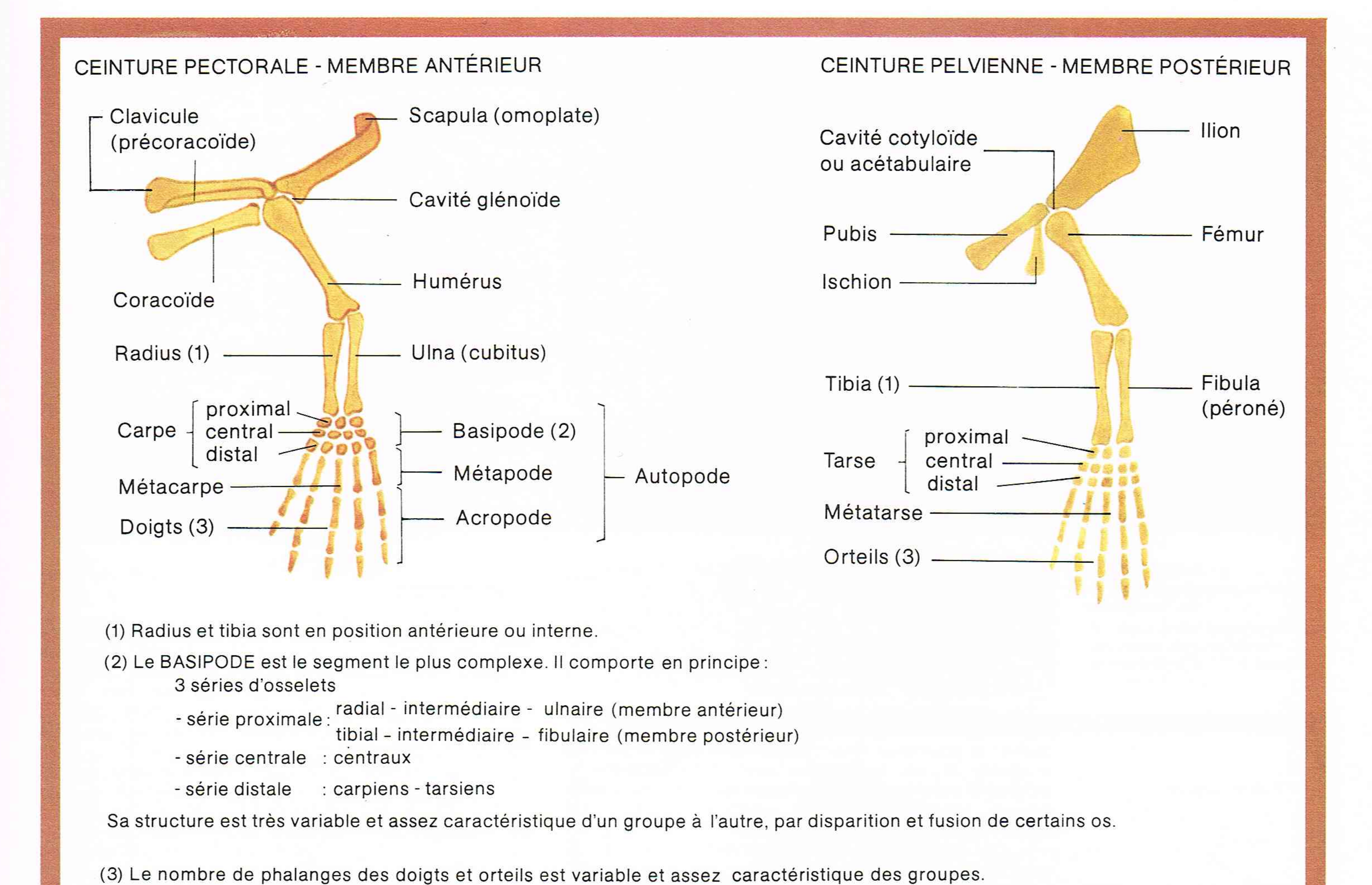
● *Aspect et fonctionnement des membres des Tétrapodes primitifs*

On reconnaît pour le membre chiridien un type ancestral de structure réalisé chez les premiers Tétrapodes. Les



▶ *Les blennies* (**Blennius ocellaris**), *qui restent souvent dans les flaques d'eau à marée basse, se posent sur des nageoires pelviennes, en position jugulaire, réduites à trois rayons séparés.*

G. Mazza



Richard Colin

▲ ***Diagramme de la structure squelettique des*** **ceintures** ***et*** **membres** ***chez les*** **Tétrapodes.**

plus anciens, les Ichthyostégidés du Dévonien supérieur (trouvés dans les dépôts lacustres du Groenland), possédaient déjà des membres à cinq doigts de Tétrapodes, bien que ceux-ci fussent associés à une nageoire caudale semblable à celle des Poissons. Les autres Labyrinthodontes avaient tous les caractères des Vertébrés terrestres. Pourtant, le membre chiridien primitif était imparfait au point de vue fonctionnel et n'a acquis que progressivement les perfectionnements lui permettant d'assurer une propulsion efficace.

La ceinture pectorale, qui supporte le poids du corps, donne appui à des muscles puissants et devient plus mobile pour permettre les mouvements des membres antérieurs. La ceinture pelvienne, déjà esquissée chez les Crossoptérygiens, se développe ; elle doit supporter les membres postérieurs, plus impliqués dans la propulsion, et acquiert une attache rigide sur le squelette axial ; chez les Labyrinthodontes, des relations fermes s'établissent entre l'ilion et les côtes sacrées, qui se soudent aux apophyses transverses. Les membres forment des systèmes de leviers, constitués par plusieurs segments liés entre eux par des articulations perfectionnées (diarthroses).

Chez les Tétrapodes primitifs, les membres étaient *transversaux :* stylopode horizontal (avec une tête articulaire en position terminale), zeugopode vertical, autopode reposant sur le sol. Dans cette position, le stylopode se plaçait dans des conditions de travail défavorables qui exigeaient un grand effort pour soulever le corps ; de puissants muscles devaient donc s'insérer d'une part sur les ceintures, d'autre part sur le stylopode. C'est ce qui explique les crêtes et apophyses qui donnent à ces os massifs (surtout l'humérus) un relief tourmenté.

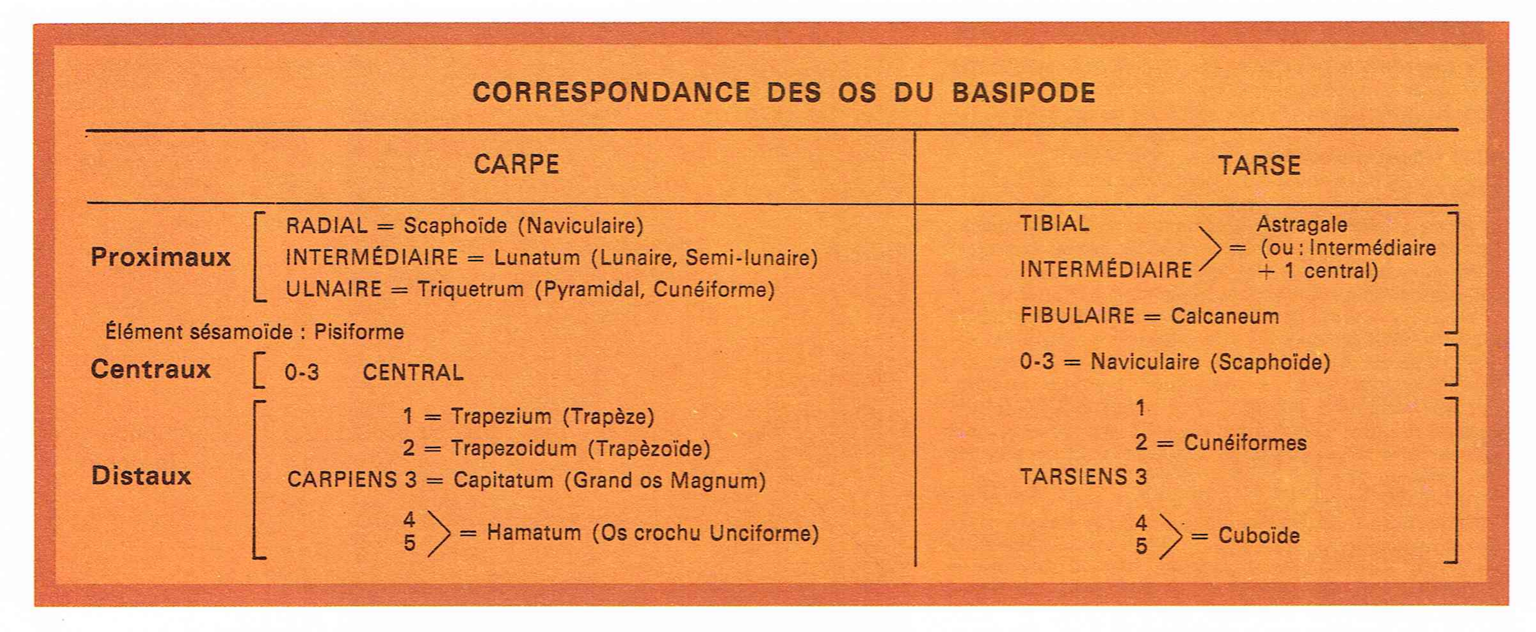
Avec les Reptiles, le stylopode commence à se placer dans un plan oblique, par suite du déplacement de la tête articulaire. Dans l'évolution ultérieure, chez les Mammifères, il se placera dans un plan parasagittal. L'articulation zeugopode-autopode ne se faisait pas entre les deux segments mais à l'intérieur de l'autopode, entre le basi- et le métapode ; ainsi, le basipode, dressé, faisait partie fonctionnellement du zeugopode. L'examen des empreintes de pas montre que la partie de l'autopode qui reposait sur le sol était orientée vers l'avant et non sur le côté, ce qui prouve que dès le début les torsions d'orientation étaient accomplies. On peut analyser le mode de fonctionnement de ces membres en observant le déplacement des Urodèles actuels. La démarche des premiers Tétrapodes devait être lente et pénible et accompagnée d'ondulations du corps.

● *Structure et adaptations des ceintures et membres des Tétrapodes*

La ceinture pectorale endosquelettique comporte typiquement un élément dorsal, la scapula, et deux éléments ventraux, le précoracoïde antérieur et le coracoïde postérieur. La cavité glénoïde d'articulation de l'humérus est située sur une de ces pièces ; la portion exosquelettique se réduit aux clavicules (unies parfois par une interclavicule). Cette ceinture, qui peut être libre ou reliée à la cage thoracique, montre d'importantes variations adaptatives.

La ceinture pelvienne par contre est très constante. Elle est toujours fixée sur la région sacrée de la colonne vertébrale ; elle comporte trois pièces endosquelettiques : l'ilion, dorsal, le pubis, antéro-ventral, et l'ischion, postéro-ventral ; les deux demi-ceintures sont généralement unies par des symphyses pelvienne et ischienne. Les trois pièces convergent vers la cavité acétabulaire ou cotyloïde d'articulation du fémur.

Les membres comportent toujours trois segments : le stylopode (un seul os), le zeugopode (2 os), l'autopode (avec 3 portions, basipode, métapode, acropode). Les modifications du plan fondamental dues aux adaptations



CORRESPONDANCE DES OS DU BASIPODE

	CARPE	TARSE
Proximaux	RADIAL = Scaphoïde (Naviculaire)	TIBIAL > = Astragale (ou : Intermédiaire + 1 central)
	INTERMÉDIAIRE = Lunatum (Lunaire, Semi-lunaire)	INTERMÉDIAIRE
	ULNAIRE = Triquetrum (Pyramidal, Cunéiforme)	FIBULAIRE = Calcaneum
Élément sésamoïde : Pisiforme		
Centraux	0-3 CENTRAL	0-3 = Naviculaire (Scaphoïde)
Distaux	1 = Trapezium (Trapèze)	1
	2 = Trapezoidum (Trapèzoïde)	2 = Cunéiformes
	CARPIENS 3 = Capitatum (Grand os Magnum)	TARSIENS 3
	4, 5 > = Hamatum (Os crochu Unciforme)	4, 5 > = Cuboïde

▲ *Tableau de la correspondance des os du basipode.*

concernent principalement l'autopode et, en particulier, le basipode, plus complexe, avec trois séries d'osselets dont certains tendent à fusionner ou à disparaître. La nomenclature des os du basipode est rendue confuse par les différents noms attribués aux os en anatomie humaine; le tableau ci-dessus en donne la correspondance.

La musculature appendiculaire

Peu importante chez les Poissons, la musculature appendiculaire se développe considérablement chez les Tétrapodes; la répartition des muscles varie avec le travail à accomplir et les homologies sont difficiles à établir. Indiquons seulement les principaux éléments de la musculature pectorale dont les variations fonctionnelles seront facilement compréhensibles.

— Les *muscles de l'épaule* peuvent être divisés en deux groupes. Le groupe dorsal comprend essentiellement : le grand dorsal, étendu des vertèbres dorsales à l'humérus; le teres, entre la scapula et l'humérus; le trapèze (d'origine viscérale), qui s'étale de la région occipitale du crâne et des vertèbres cervicales et thoraciques à la scapula; le deltoïde enveloppant l'épaule, entre les pièces de la ceinture et l'humérus. Le groupe ventral comprend principalement : le pectoral, avec une origine en éventail sur le sternum et la clavicule et une insertion sur la tête de l'humérus; le supra-coracoïde, qui relie le coracoïde et la clavicule à la tête de l'humérus; enfin, le coraco-brachial, entre le coracoïde et la face interne de l'humérus. Le jeu complexe de tous ces muscles permet tous les mouvements du membre par rapport au corps.

— Les *muscles du bras* sont essentiellement les deux antagonistes : le triceps, extenseur, dorsal, dont les trois origines, ou chefs, sont sur la ceinture et l'humérus, et l'insertion sur l'olécrane de l'ulna; le biceps et le brachial, fléchisseurs, ventraux, situés entre le coracoïde et la tête de l'humérus, et la partie proximale du radius et de l'ulna.

— Les *mouvements de la main* sont assurés par des séries d'extenseurs et de fléchisseurs longs et courts, accompagnés de rotateurs, partant de l'extrémité distale de l'humérus ou de l'extrémité proximale du zeugopode et insérés de façon très complexe sur le carpe, le métacarpe et les phalanges.

Principales adaptations

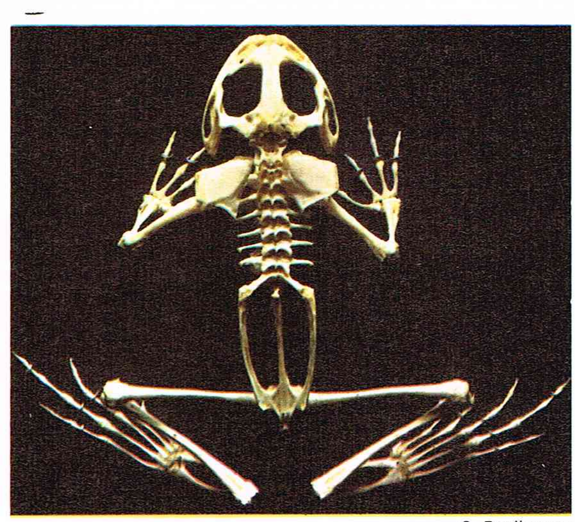
Examinons maintenant, dans les quatre classes de Tétrapodes, quelques-unes des principales adaptations du squelette en rapport avec les fonctions à remplir.

Les Amphibiens. La ceinture pectorale est libre puisqu'il n'y a pas de cage thoracique. La principale modification est celle des membres postérieurs des Anoures, adaptés au saut : les os du zeugopode fusionnent, l'autopode s'allonge par allongement des os proximaux du tarse, tandis que les os distaux sont réduits; les métatarsiens sont assez allongés et il y a 5 doigts. La ceinture pelvienne est également modifiée : l'ilion s'allonge et pivote vers l'arrière autour de son attache sacrée, jusqu'à devenir parallèle à l'axe du corps; les deux demi-ceintures ventrales, l'ischion et le pubis, s'appliquent l'une contre l'autre, formant un épais disque vertical.

Les Reptiles. La structure des membres présente des variations importantes suivant les groupes. Chez les Sauriens à pattes bien développées, la ceinture pectorale, reliée à la cage thoracique, est assez complète et les membres sont assez conformes au modèle primitif; signalons que dans le basipode certains os ont déjà fusionné ou disparu; dans le tarse, il ne subsiste que deux éléments proximaux : le fibulaire devient le calcanéum et c'est probablement la fusion de l'intermédiaire et d'un central qui devient l'astragale; le nombre des tarsiens est réduit. L'articulation est intratarsienne entre l'astragale-calcanéum et les tarsiens. La formule phalangienne est typiquement 2-3-4-5-3 pour la main, 2-3-4-5-4 pour le pied. Chez les Lacertiliens dont les membres ont disparu, l'orvet par exemple, des rudiments de ceintures persistent. Parmi les serpents, seuls les Boïdés ont des vestiges de ceinture pelvienne sous forme de petits ergots visibles de chaque côté du cloaque.

Les tortues ont une ceinture pectorale modifiée : la scapula s'applique contre la carapace, le coracoïde et le précoracoïde s'appuient sur le plastron; la croissance de la carapace modifie aussi l'orientation du membre antérieur, qui pose sur le sol par l'extrémité dorsale de ses griffes. Chez les tortues marines, les membres deviennent des palettes natatoires.

Les Oiseaux. La structure des ceintures et des membres est parfaitement conformée pour le vol, du moins chez les Carinates. Ces modifications font partie d'un ensemble d'adaptations structurales et fonctionnelles de tout l'organisme. La ceinture pectorale est caractérisée par la



C. Bevilacqua

▶ ***Squelette de grenouille (Rana esculenta) : chez les Anoures, la principale modification du squelette appendiculaire est celle des membres postérieurs adaptés au saut.***

prépondérance du coracoïde, formant un pilier qui, bien appuyé sur le sternum, supporte presque toutes les contraintes mécaniques pendant le vol; les clavicules se soudent distalement, formant la fourchette qui maintient l'écartement des deux demi-ceintures. Le membre antérieur est transformé en aile; il est allongé, les trois segments étant à peu près de même longueur.

La musculature est façonnée en fonction du vol; les muscles pectoraux sont extrêmement développés, en particulier le grand pectoral, qui, solidement inséré sur le bréchet, abaisse l'aile et la porte en avant; le moyen pectoral (supra-coracoïde), dont l'insertion se fait par un long tendon sur la face dorsale de la tête de l'humérus, élève l'aile. Par contre, les muscles dorsaux sont relativement peu développés.

La ceinture pelvienne présente des particularités en relation avec l'allure bipède des Oiseaux. Le bassin est très allongé et dessine une voûte largement ouverte ventralement; la pièce principale est l'ilion, très étendu vers l'avant et vers l'arrière, qui se soude à son symétrique et au synsacrum; l'ischion se soude à l'ilion, et le pubis forme une longue baguette. Dans les pattes, la fibula est réduite et le tarse n'a plus d'individualité chez l'adulte : les deux os tarsiens proximaux se soudent au tibia, qui devient un tibio-tarse, et l'os tarsien distal se soude au métatarse, qui devient un tarso-métatarse; l'articulation zeugo-autopodienne est donc intratarsienne; les métatarsiens sont allongés et soudés entre eux; le nombre de doigts n'est jamais supérieur à 4.

Un dispositif des muscles de la jambe est intéressant à signaler : les muscles fléchisseurs des doigts, dont l'origine est sur la face dorsale du fémur distal et du tibia proximal, sont insérés sur les phalanges par de longs tendons qui passent dans une poulie tendineuse de l'articulation tarsienne; ainsi, les doigts se ferment automatiquement lorsque cette articulation se plie.

Les Impennes, représentés par les manchots, sont adaptés à la vie aquatique : tous les os de l'aile sont aplatis et élargis de façon à former une pale rigide; les pattes postérieures palmées servent de rames ou de gouvernail. A terre, les pattes, insérées très en arrière sur le bassin, permettent une attitude verticale; elles reposent non seulement sur les quatre doigts mais aussi sur le tarsométatarse, ce qui donne à ces Oiseaux une démarche dandinante.

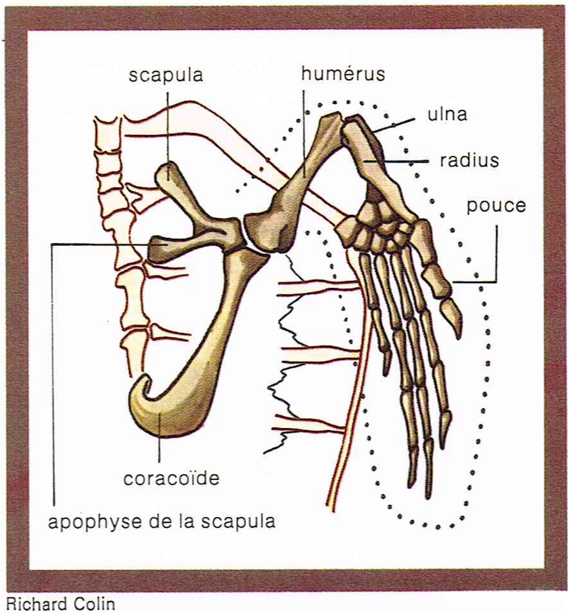
Les Ratites sont incapables de voler mais adaptés à la course : le sternum n'a pas de bréchet. Les ailes sont atrophiées; par contre, le bassin et les pattes sont forts.

Les Mammifères. Le squelette appendiculaire des Mammifères se caractérise par la position dressée et parasagittale des membres, disposition permettant un allégement des ceintures et une locomotion plus aisée. Cette structure s'est réalisée par des modifications progressives du squelette des Reptiles de la lignée synapside.

La ceinture pectorale se simplifie. La scapula, ou omoplate, en est la pièce principale; elle porte sur sa face externe une épine qui la partage en 2 fosses sus- et sous-épineuse et se prolonge jusqu'au niveau de la cavité glénoïde par l'acromion; sur la scapula s'insère la majorité des muscles de l'épaule et du bras : le coracoïde n'est plus représenté que par une apophyse coracoïde qui fait saillie au bord antérieur de la cavité glénoïde; celle-ci est orientée ventralement. La clavicule, appuyée sur l'acromion et sur le sternum, disparaît chez de nombreux Mammifères lorsque les mouvements du membre se limitent à un plan sagittal; elle se maintient quand les membres sont soumis à un écartement. L'importance relative des muscles de l'épaule varie de même suivant ces mouvements, mais en général les muscles dorsaux se développent, formant la sangle dorsale complétée par l'extension du trapèze, et les muscles ventraux envahissent la lame scapulaire.

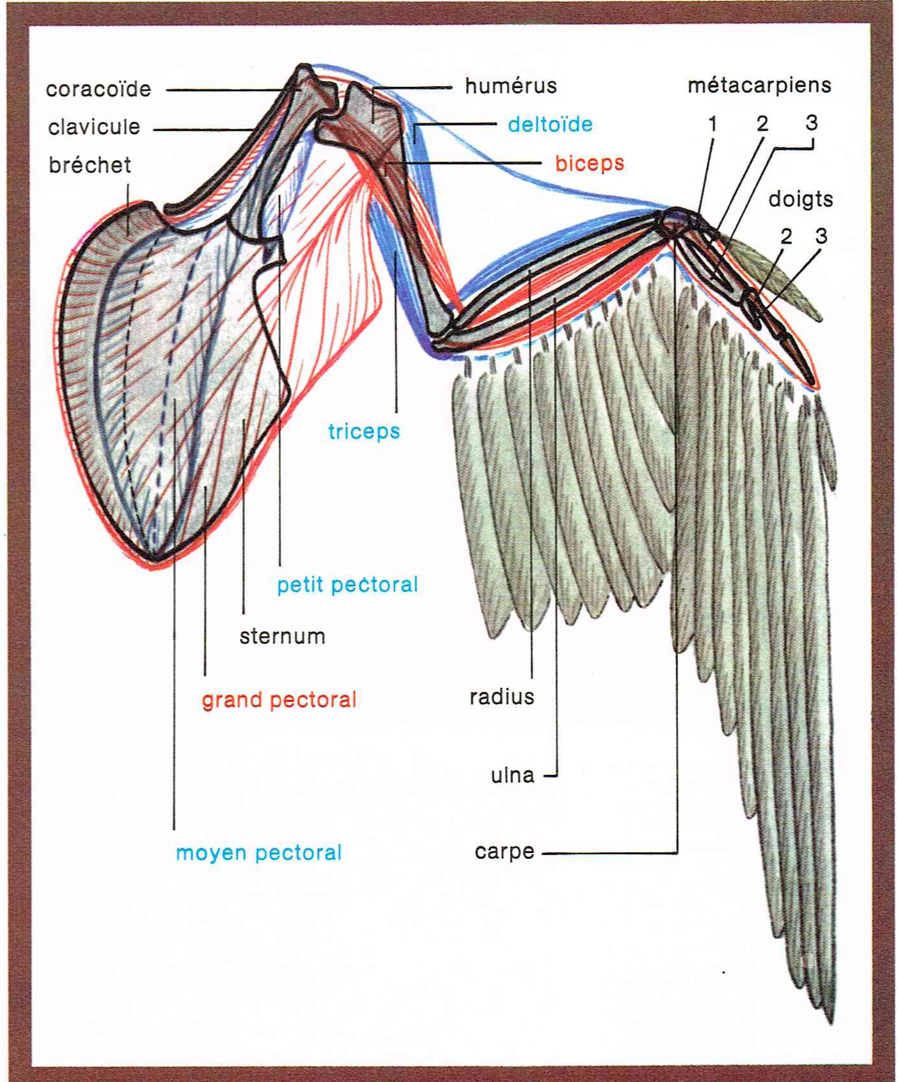
La ceinture pelvienne est solidement rattachée aux vertèbres sacrées et les trois os sont soudés en un os coxal; elle a pivoté autour de la cavité cotyloïde par rapport à la ceinture reptilienne, de sorte que l'ischion et le pubis sont orientés vers l'arrière; ainsi repoussée, l'articulation du fémur donne au membre une plus grande efficacité dans la propulsion.

Des rotations ont été nécessaires pour amener les membres de la position transversale reptilienne à la position parasagittale. Pour le membre postérieur, une rotation de 90° vers l'avant a suffi; la tête du fémur est reportée au sommet d'un col pour s'articuler dans la cavité latérale de la ceinture. Pour le membre antérieur, il faut concevoir d'abord une rotation de 90° vers l'arrière puis une rotation de 180° du zeugopode et de l'autopode vers l'avant. Ainsi, l'angle du genou est ouvert vers l'arrière et l'angle du coude vers l'avant; le radius, externe



Richard Colin

◀ ***Squelette du membre antérieur de tortue marine (face ventrale); la main est transformée en* palette natatoire *(d'après L. Vialleton).***



Richard Colin

▼ ***Squelette et principaux muscles du membre antérieur d'un Oiseau (pigeon).***

au niveau du coude, croise antérieurement l'ulna et devient interne dans sa portion distale, en position de pronation amenant la paume vers le sol. Les Primates peuvent faire pivoter et décroiser le radius et l'ulna, amenant la paume vers le ciel, en position de supination. Le radius et le tibia deviennent prépondérants, ayant plus particulièrement à supporter le poids du corps; la partie proximale de l'ulna se prolonge par l'olécrane, creusé d'une cavité sigmoïde où s'articule l'humérus.

Le tarse des Mammifères s'écarte généralement plus que le carpe du schéma primitif; le calcanéum, prolongé par une tubérosité postérieure, glisse sous l'astragale. L'articulation du pied sur la jambe, qui passe entre le zeugopode et le basipode, se fait principalement entre le tibia et l'astragale.

Le nombre de doigts, typiquement 5 à chaque membre, est souvent réduit; en règle générale, le nombre de doigts des pattes postérieures, qui jouent un rôle prépondérant dans la propulsion, se réduit avant celui des pattes antérieures. La formule phalangienne est typiquement 2-3-3-3-3.

Chez les Mammifères, très diversifiés, les adaptations des membres en fonction du mode de vie sont fréquentes. Lorsque les animaux ne sortent pas de leur milieu terrestre, les adaptations sont relativement minimes et leurs étapes évolutives sont connues. Mais lorsque les Mammifères occupent des milieux inhabituels, aérien ou aquatique, les transformations sont plus spectaculaires et profondes et leur origine quasiment inconnue.

Évolutivement, les membres tendent à s'allonger et à se spécialiser. L'allongement, qui permet une allure plus rapide, se réalise par un relèvement de l'autopode. On distingue ainsi trois types de démarches : chez les Mammifères plantigrades, les ours et certains Insectivores, les doigts et les métapodiens reposent sur le sol; chez les digitigrades, les Carnivores Fissipèdes et de nombreux Rongeurs, les membres reposent sur les doigts, qui sont plus courts; chez les Onguligrades, typiquement les Ongulés, seules les dernières phalanges des doigts touchent le sol et s'entourent d'un sabot.

● *Adaptation à la course des membres des Ongulés*

La classification des Ongulés repose précisément sur la structure des pattes.

Chez les Artiodactyles, ou Paraxoniens, l'axe des membres passe entre les 3e et 4e doigts, et le nombre des doigts est pair. Les Suiformes (porc) conservent 4 doigts munis de sabots, les 2e et 5e, moins forts et rejetés en arrière, ne touchant le sol qu'en terrains marécageux. Il y a 4 métapodiens et l'ulna conserve son importance. Chez les Cervidés, les métapodiens III et IV sont soudés, des vestiges des métapodiens latéraux sont conservés ainsi que des 2e et 5e doigts, munis de petits sabots. Les Bovidés n'ont plus que deux doigts : les 3e et 4e et une trace des 2e et 5e; les 2 métapodiens sont soudés en un os canon; l'ulna et la fibula ont régressé et sont soudées respectivement au radius et au tibia. Chez les Giraffidés et les Camélidés, les doigts latéraux ont complètement disparu.

Chez les Périssodactyles, ou Mésaxoniens, l'axe des membres passe par le 3e doigt, qui devient prépondérant; la régression conduit généralement à un nombre impair de doigts (mais le tapir a 4 doigts à la patte antérieure). Les Équidés actuels ne conservent que le 3e doigt et un métapodien flanqué de 2 stylets, vestiges des métapodiens II et IV. L'ulna et la fibula ont disparu, tandis que le radius et le tibia sont forts et allongés. Concurremment, les condyles articulaires se transforment en trochlées, en forme de poulies, qui ne permettent que des mouvements dans le sens sagittal.

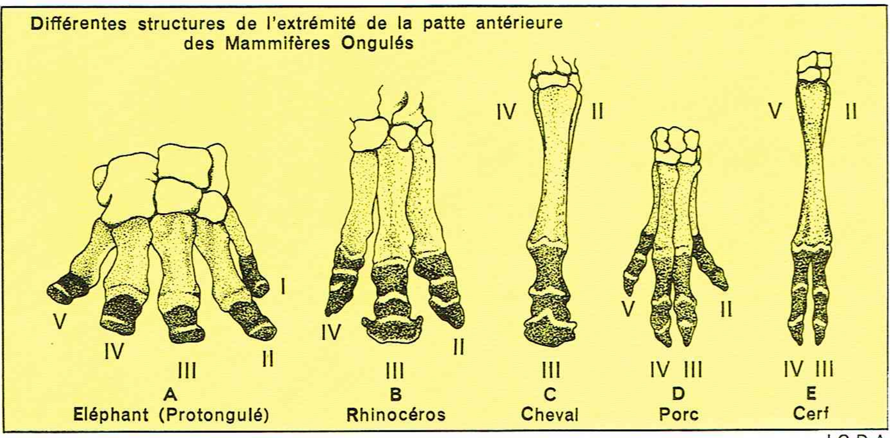
L'histoire des ancêtres des Périssodactyles, bien reconstituée par les paléontologistes depuis l'Éocène, illustre la régression évolutive des doigts latéraux.

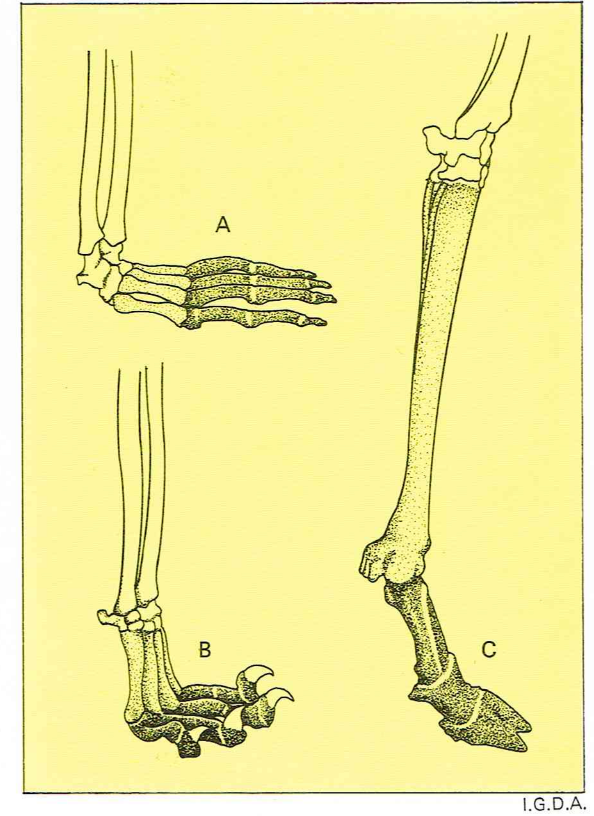
● *Adaptation au saut*

Elle est marquée par un allongement du membre postérieur. Celui-ci peut se réaliser de plusieurs façons et dans des groupes très éloignés systématiquement les uns des autres. Chez les Marsupiaux de la famille du kangourou, il se produit un allongement des métatarsiens et un développement du 4e doigt, qui se termine par une griffe puissante. L'adaptation de la gerboise (Rongeur Myomorphe) est un peu plus poussée : le tibia et le péroné sont très allongés et soudés distalement; on observe un allongement du métatarse; les 3 métatarsiens centraux sont soudés en un os canon; seuls les 3 doigts médians sont fonctionnels. Les lapins ont des pattes postérieures longues et puissantes, avec des métatarsiens allongés qui, au repos, posent à plat sur le sol. Notons que cette conformation peut aussi être considérée comme une adaptation à la course, puisque ces animaux utilisent le saut comme moyen de propulsion rapide. Il en est de même, à un moindre degré, pour les Carnivores Fissipèdes qui, comme le guépard, peuvent atteindre la vitesse de 100 km/h en se déplaçant par bonds successifs.

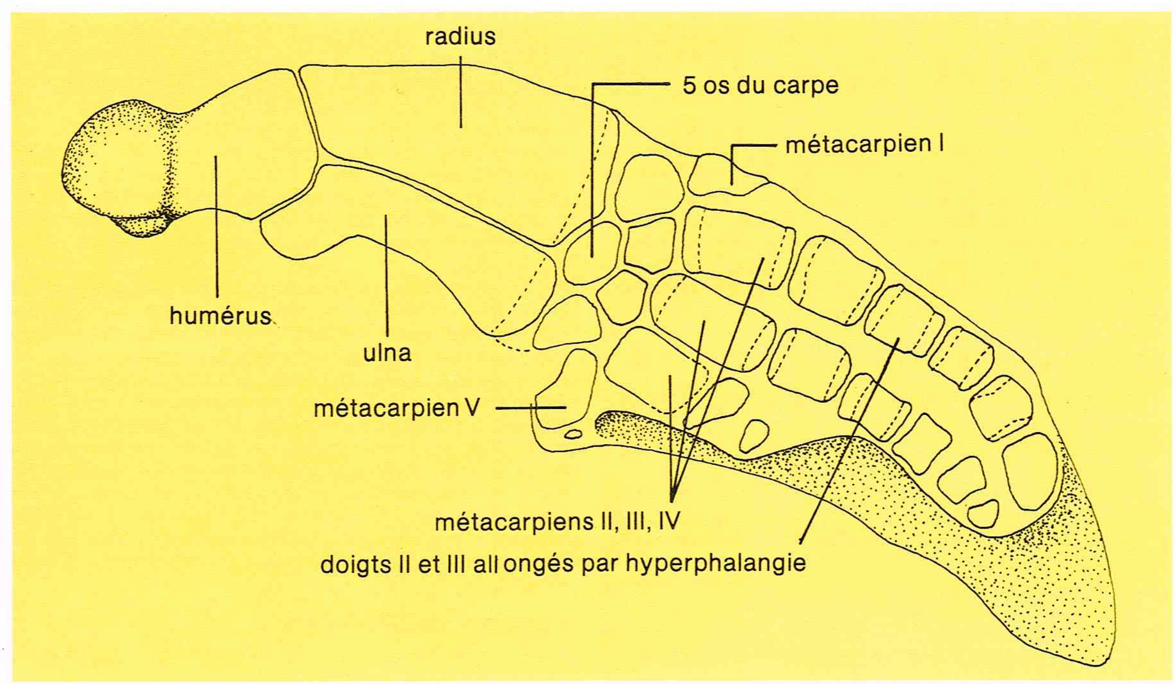
● *Adaptation à la vie arboricole*

Les adaptations à ce type de vie peuvent être minimes, comme chez les écureuils et les sarigues, ou le paresseux qui vit suspendu aux branches la tête en bas grâce à ses doigts allongés terminés par des griffes très puissantes. Des modifications anatomiques plus poussées s'observent chez le galago (lémurien d'Afrique Noire) ainsi que chez les tarsiers (Primates primitifs des îles Indo-Malaises) dont le membre postérieur, utilisé pour grimper, se développe par allongement considérable du tarse (calcanéum et central). Chez les singes, dont les membres antérieurs servent à grimper, les clavicules sont développées en relation avec la possibilité d'extension des bras, lesquels sont longs et munis de 5 doigts avec pouce opposable.





▲▶ Ci-dessus, extrémités A, pentadactyle; B, tridactyle; C, monodactyle; D, tétradactyle; E, bidactyle; les chiffres romains indiquent l'ordre des doigts ou les rudiments de métacarpiens. Ci-contre, trois positions d'appui au sol déterminant trois types de démarches; A, Mammifère plantigrade; B, digitigrade; C, onguligrade (doigts représentés en sombre).



Richard Colin

◀ *Patte antérieure gauche de dauphin (Cétacé) vue par sa face externe.*

● *Adaptation à la bipédie*

On pourrait à nouveau citer la gerboise et les kangourous adaptés à la bipédie de forme sauteuse. Les vrais bipèdes, marcheurs, sont les singes anthropomorphes, mais surtout l'homme, chez lequel la position dressée est naturelle ; le bassin change d'orientation, les membres postérieurs deviennent rectilignes, la plantigradie est parfaite, les os du tarse, bien articulés, donnent une grande mobilité à la cheville ; en même temps, les mains, libérées de toute fonction locomotrice, sont disponibles pour de nombreuses activités nouvelles et perfectionnent leurs articulations.

● *Adaptation au fouissage*

Certains Mammifères mènent une vie entièrement souterraine et, creusant des galeries, font du fouissage un véritable mode de locomotion. L'exemple le mieux connu est la taupe, dont les modifications de la ceinture et du membre antérieur sont très orientées.

● *Adaptation au vol*

Plusieurs espèces de Mammifères peuvent accomplir des vols planés de courte durée à l'aide d'une membrane-parachute qui élargit les côtés du corps, mais sans entraîner de modifications importantes du squelette : le phalanger (Marsupial), l'écureuil volant (Rongeur), le galéopithèque (Dermoptère). Toutefois, seules les chauves-souris peuvent effectuer un vol battu, actif, leur permettant de tenir l'air pendant longtemps ; les modifications anatomiques sont alors fondamentales, le membre antérieur étant transformé en aile. Cette adaptation du squelette est à rapprocher de celle des Ptérosauriens, Reptiles fossiles du Secondaire dont le membre antérieur était aussi transformé en aile, mais par un processus différent.

● *Adaptation à la nage*

De nombreux Mammifères sont bons nageurs mais restent inféodés à la vie terrestre et ne présentent pas de modifications squelettiques. Les Pinnipèdes (phoques, otaries...), excellents nageurs, conservent encore la faculté de se mouvoir sur le sol ; leurs membres présentent une spécialisation avancée mais non exclusive. L'omoplate est grande, la clavicule absente, l'humérus court, le radius et le cubitus aplatis, serrés l'un contre l'autre sans croisement possible ; la main est transformée en palette pentadactyle, plus longue que les autres segments, peu mobile mais flexible ; le 1er doigt est plus long, et les dernières phalanges sont prolongées par des ongles ou des tigelles cartilagineuses. Le bassin est étroit, le fémur, très court, est dirigé vers l'arrière ainsi que le zeugopode ; ces segments à peu près immobiles sont cachés dans le tronc ; le pied, long, en palette, présente la face plantaire en dehors et a les 1er et 5e orteils plus longs. Ce sont principalement ces palettes postérieures qui assurent la propulsion des phoques.

Par contre, les Siréniens et les Cétacés mènent une vie entièrement aquatique et sont incapables de vivre à terre. L'ensemble de leur squelette, très spécialisé, participe à cette adaptation ; en fait, les membres servent surtout à l'équilibration et à la direction et participent généralement peu à la propulsion. Chez les Cétacés, la spécialisation est poussée à l'extrême. Au membre antérieur, l'omoplate est très aplatie ; la seule articulation fonctionnelle est celle de l'épaule ; l'humérus, le radius et le cubitus sont très courts et paraissent annexés à la palette ; celle-ci est constituée par les os du carpe, les métacarpiens et les phalanges, tous courts, disposés en mosaïque, surtout chez les Mysticètes comme le dauphin, et immobilisés dans un même plan par des liaisons cartilagineuses ; la main est allongée par hyperphalangie et réduction fré-



E. Hosking

◀ *Un* **Myotis bechsteini** *en vol ; chez les Mammifères, seules les chauves-souris peuvent effectuer un vol battu, actif, leur permettant de tenir l'air longtemps.*

quente des doigts latéraux ; le second doigt, le plus long, peut compter jusqu'à 13 ou 14 phalanges chez les baleines. Les membres postérieurs ont disparu, et un rudiment de ceinture pelvienne peut subsister ; c'est la queue qui assure la propulsion.

Si la convergence de forme est manifeste entre ces Mammifères marins et les Poissons pélagiques, comme le requin et le thon, c'est avec les Reptiles du Secondaire adaptés à la vie aquatique qu'on peut observer une convergence de structure des membres : 5 doigts allongés par multiplication des phalanges chez les plésiosaures, hyperphalangie (jusqu'à 30 phalanges par doigt) et hyperdactylie (1 ou 2 doigts surnuméraires) chez les ichtyosaures.

Squelette céphalique

Le squelette céphalique se divise anatomiquement en deux constituants :
— le *neurocrâne,* édifié autour du cerveau et des vésicules sensorielles ;
— le *splanchnocrâne,* ou squelette viscéral organisé autour des cavités buccale et pharyngienne, constitué à l'origine par plusieurs paires d'arcs développés contre la paroi du pharynx, entre les poches viscérales.

Le neurocrâne et le splanchnocrâne ne sont distincts que chez les Cyclostomes et les Sélaciens. Pour les autres Poissons, les relations se compliquent déjà, et chez les Tétrapodes les deux constituants anatomiques tendent à s'associer, des pièces du splanchnocrâne s'intégrant au neurocrâne. D'autre part, le splanchnocrâne régresse au cours de l'évolution des Vertébrés, en particulier lorsque le système branchial disparaît.

Au point de vue histologique, le crâne a une constitution complexe : l'organogenèse débute par un stade membraneux ; la chondrification du mésenchyme édifie le chondrocrâne (crâne cartilagineux), qui est complet et définitif chez les Chondrichthyens et toujours incomplet chez les autres Vertébrés. L'étape suivante, qui aboutit à la construction du crâne osseux, se fait par deux voies : l'une est l'ossification enchondrale plus ou moins complète du modèle cartilagineux, qui édifie l'ostéocrâne enchondral (le neurocrâne enchondral ou endocrâne, et le splanchnocrâne enchondral) ; l'autre est une ossification dermique édifiant des éléments exosquelettiques (l'ostéocrâne dermique) qui se soudent ou se superposent aux os d'origine enchondrale.

On constate, en suivant l'évolution des Vertébrés, que l'ostéocrâne enchondral occupe une place de moins en moins importante ; par contre, les os dermiques s'agrandissent, se soudent aux os enchondraux ou les remplacent et constituent une part très importante du crâne.

Structure du chondrocrâne chez les Sélaciens

Les seuls Vertébrés à posséder un chondrocrâne complet et définitif sont les Chondrichthyens ; celui des Sélaciens peut servir de point de départ à l'étude des autres crânes.

— Le *neurocrâne* des Sélaciens est une boîte cartilagineuse calcifiée, percée en arrière du foramen magnum (pour le passage de la moelle épinière) et de foramens (pour le passage des nerfs et vaisseaux sanguins). On y distingue quatre régions d'avant en arrière : ethmoïdienne, orbito-temporale, otique et occipitale, ces deux dernières étant confondues en une région otico-occipitale. La région ethmoïdienne est prolongée en avant par un rostre.

— Le *splanchnocrâne* est constitué par 7 arcs viscéraux qui entourent les cavités buccale et pharyngienne et encadrent les fentes viscérales. Les deux premiers arcs sont modifiés.

Le 1er arc viscéral, l'arc mandibulaire, est transformé en mâchoires ; il se partage en cartilage ptérygo (palato)-carré, ou mâchoire supérieure, et cartilage de Meckel, ou mâchoire inférieure articulée sur la supérieure dans la région du carré. Chaque ptérygo-carré est relié à la région orbito-temporale du neurocrâne par un processus orbitaire et à la région otique par la portion dorsale du 2e arc. Le 2e arc viscéral, l'arc hyoïdien, se partage en deux segments : le segment dorsal, l'hyomandibulaire, suspenseur de la mâchoire, est attaché par des ligaments d'une part à la capsule otique, d'autre part au ptérygo-carré près de l'articulation du cartilage Meckel ; le segment ventral, le cérato-hyal, est uni à son symétrique par un basihyal impair. Entre l'arc mandibulaire et l'arc hyoïdien s'ouvre une première fente viscérale réduite : le spiracle, ou évent.

Les arcs viscéraux III à VII constituent les arcs branchiaux, sans liaison avec le crâne, supports des septes branchiaux, situés en arrière des fentes branchiales correspondantes. Un arc typique se compose de quatre segments dessinant un Σ : un pharyngo-, un épi- un cérato-, et un hypobranchial ; des basibranchiaux impairs et moins nombreux que les arcs unissent les moitiés droite et gauche ; le dernier arc est réduit à un épi- et à un cératobranchial.

Les mâchoires des Sélaciens portent des dents toutes semblables ; celles-ci ne sont pas fixées au squelette mais ancrées dans le derme par une plaque basale ; leur formation est semblable à celle des écailles placoïdes. La forme des dents, très variable d'une espèce à l'autre, est en rapport avec le régime alimentaire. Ainsi, on trouve : des dents triangulaires et pointues avec des bords denticulés chez les requins vrais, prédateurs carnivores ; des dents aplaties, petites, disposées comme un pavage chez certaines raies benthiques qui broient les Échinodermes ou les Mollusques ; quelle que soit leur forme, elles sont disposées en rangées parallèles qui se substituent les unes aux autres au fur et à mesure que les rangées externes s'usent.

Évolution du chondrocrâne

Chez tous les autres Vertébrés, le chondrocrâne ne représente qu'un stade de développement du crâne.

— Le *neurocrâne* se réduit à une cage largement fenestrée, surtout dans sa partie dorsale ; la base comporte toujours les paracordaux et les trabécules ; les éléments essentiels de la paroi sont le cartilage orbitaire et la capsule otique ; enfin, vers l'arrière, la plaque basale s'allonge par intégration d'un nombre variable de segments vertébraux.

— Le *splanchnocrâne* a une histoire évolutive intéressante. Au stade Agnathe primitif (Agnathes fossiles cuirassés, ou Ostracodermes, de l'ère primaire), les arcs viscéraux étaient tous semblables, soutenant les poches branchiales. La correspondance entre ces arcs non spécialisés et les arcs modifiés de la série Gnathostome peut être établie par la détermination des nerfs affectés à chacun de ces derniers. C'est ainsi que des études approfondies du bouclier céphalique de certains Ostracodermes, les Céphalaspides Ostéostracés du Silurien (travaux de Stensio), montrent qu'il devait exister, en avant du premier arc mandibulaire des Gnathostomes, un arc dit « prémandibulaire » séparé du mandibulaire par une poche branchiale préspiraculaire. Les Cyclostomes actuels ont, en arrière d'un neurocrâne rudimentaire, un squelette branchial développé en « corbeille branchiale » ; celle-ci est faite généralement de 7 arcs en zigzag unis par des commissures externes par rapport aux branchies et difficiles à homologuer avec les arcs des Gnathostomes.

Au stade Gnathostome, le premier arc se transforme en mâchoires ; on connaît un stade primitif avec les Acanthodiens, Poissons fossiles archaïques du Dévonien, où le 2e arc viscéral demeure indépendant de l'arc mandibulaire et semblable aux arcs branchiaux (disposition aphétohyoïdienne). L'arc mandibulaire s'accroche au neurocrâne par deux processus, orbitaire et otique, du ptérygo-carré, réalisant un type de suspension autodiastylique.

Puis, chez les Sélaciens, le 2e arc, hyoïdien, se modifie, sa portion supérieure hyomandibulaire servant de support aux mâchoires. Chez les Sélaciens primitifs, la suspension hyoïdienne ne joue qu'un rôle secondaire, et l'accrochage du ptérygo-carré au crâne se fait aussi par les deux processus : c'est le type de *suspension amphistylique*. Chez les Sélaciens évolués, le processus otique disparaît, l'hyomandibulaire devenant l'élément essentiel : c'est le type de *suspension hyostylique* des mâchoires.

Chez les Holocéphales, l'arc hyoïdien est modifié, mais indépendant de l'arc mandibulaire ; le ptérygo-carré est soudé au crâne : c'est le type de *suspension autosystylique*.

Chez les Poissons Ostéichthyens et chez les Tétrapodes, l'arc mandibulaire ne constitue plus la mâchoire fonctionnelle. Le palato-ptérygo-carré est lié au crâne de façon hyostylique chez les Téléostéens, autosystylique chez les embryons d'Amphibiens, autodiastylique chez

		SÉLACIENS	TÉLÉOSTÉENS	REPTILES	MAMMIFÈRES
NEUROCRANE		boîte cartilagineuse	ENDOCRANE: ethmoïdes, pleurosphénoïde, otiques, occipitaux	ENDOCRANE: (pleurosphénoïde), otiques, occipitaux, basisphénoïde	ENDOCRANE: présphénoïde, (mésethmoïde), périotique, occipitaux, basisphénoïde, orbito-sphénoïdes
			OS DERMIQUES: nasal, lacrymal, frontal, orbitaires, pariétal; vomer, parasphénoïde, basisphénoïde	TOIT DERMIQUE: nasal, lacrymal, frontaux, orbitaires, pariétal, squamosal, jugal, quadrato-jugal, prémaxillaire, maxillaire	TOIT CRANIEN: nasal, lacrymal, frontal, pariétal, jugal, squamosal
			mâchoire supérieure secondaire (prémaxillaire, maxillaire)		
SPLANCHNOCRANE	ARC I mandibulaire	palato-ptérygo-carré (mâchoire supérieure)	PALAIS: carré, métaptérygoïde, autopalatin, dermopalatin, ptérygoïdes	épiptérygoïde, carré; PALAIS PRIMAIRE: vomer, parasphénoïde, palatin, ptérygoïdes; PALAIS SECONDAIRE: palatin, ptérygoïdes	alisphénoïde; enclume; PALAIS PRIMAIRE: vomer; PALAIS SECONDAIRE: prémaxillaire, maxillaire, palatin
		cartilage de Meckel (mâchoire inférieure)	MANDIBULE: articulaire, dentaire, angulaire	MANDIBULE: articulaire, angulaire, dentaire, coronoïde, splénial	MANDIBULE: marteau, ectotympanique, dentaire
	ARC II hyoïde	hyomandibulaire; cérato-hypo-basihyal	hyomandibulaire, symplectique; cérato-hypo-basihyal	columelle tympanique	étrier
	ARCS III à VII branchiaux	pharyngo-épibranchiaux; cérato-hypo-basibranchiaux	pharyngo-épibranchiaux; cérato-hypo-basibranchiaux	appareil hyoïdien	hyoïde, cartilages du larynx

Os enchondraux
Os dermiques
Structures mixtes
Oreille moyenne

▲ ***Tableau récapitulatif de l'évolution du squelette céphalique.***

les embryons d'Amniotes. Il régresse et quelques éléments s'intégreront à un complexe palatin, mais sa portion postérieure, le *carré,* servira longtemps à l'articulation de la mâchoire inférieure. Chez les Poissons osseux, les autres arcs viscéraux conservent leur fonction. Par contre, chez les Tétrapodes, l'hyomandibulaire change complètement de rôle, s'intégrant dans l'oreille moyenne; les arcs branchiaux régressent; le pharynx perd son importance.

Structure et évolution de l'ostéocrâne

L'ostéocrâne représente le crâne définitif des Gnathostomes autres que les Chondrichthyens; il est formé en partie par ossification enchondrale plus ou moins complète du chondrocrâne transitoire et incomplet, en partie par ossification directe du derme. Souvent complexe, son étude est difficile.

Les Téléostéens

Les os dermiques peuvent soit s'encastrer dans les os enchondraux, soit se superposer à eux ou au cartilage, soit encore rester noyés dans le derme. Les articulations entre différents os se font souvent par l'intermédiaire de membranes conjonctives et de muscles (ce qui explique qu'ils se détachent facilement lorsque l'on fait cuire la tête d'un Poisson). Certains os dermiques, les os à canaux, abritent les diverses sections du système sensoriel latéral céphalique; les relations, très constantes, entre le tracé des canaux sensoriels et les os traversés permettent l'identification des os. Le neurocrâne et le splanchnocrâne restent encore distincts.

— Dans le *neurocrâne,* la portion antérieure ethmoïdienne, une partie de la paroi orbitaire, la région otique et la région occipitale sont d'origine enchondrale et constituent l'endocrâne; une grande partie du plancher et du toit est d'origine dermique.

— Dans le *splanchnocrâne,* les arcs hyoïdien et branchiaux sont d'origine enchondrale et conservent, pour l'essentiel, les mêmes caractéristiques que chez les Sélaciens; signalons seulement que l'hyomandibulaire, outre son rôle dans la suspension de l'arc mandibulaire, supporte les os operculaires, dermiques, qui protègent la chambre branchiale.

Le 1[er] arc viscéral par contre est modifié en ce qui concerne sa portion supérieure : des ossifications du palato-ptérygo-carré s'associent avec des os dermiques formés dans la peau du plafond buccal pour constituer une ébauche de palais. Cependant, le carré conserve son caractère mandibulaire puisque d'une part il s'articule sur l'hyomandibulaire et que, d'autre part, l'extrémité postérieure ossifiée du cartilage de Meckel (articulaire) s'articule sur lui. La mâchoire supérieure fonctionnelle est constituée par deux os dermiques (prémaxillaire et maxillaire) reliés seulement par des ligaments à la région ethmoïdienne du neurocrâne. La portion inférieure de l'arc mandibulaire, recouverte ou partiellement remplacée par des os dermiques, constitue la mâchoire inférieure.

Les dents des Téléostéens sont généralement soudées au squelette buccal; elles sont situées non seulement sur les mâchoires mais aussi, chez certains Poissons, sur des os du complexe palatin, de la base du neurocrâne ou sur

OS DU SQUELETTE CÉPHALIQUE DES TÉTRAPODES

NEUROCRANE ENCHONDRAL	région ethmoïdienne : SPHÉNETHMOIDE (ou PRÉSPHÉNOIDE) région orbito-temporale : BASIPHÉNOIDE (base du crâne) région otique : PROOTIQUES, OPISTHOTIQUES (entourant l'oreille interne) région occipitale : SUPRA-OCCIPITAL, OCCIPITAUX LATÉRAUX, BASI-OCCIPITAL (autour du foramen magnum)
TOIT DERMIQUE	rangée supérieure : NASAL, FRONTAL, PARIÉTAL rangée moyenne : LACRYMAL, PRÉ et POST-FRONTAL, POST-ORBITAIRE, SQUAMOSAL rangée inférieure : PRÉMAXILLAIRE, MAXILLAIRE, JUGAL, QUADRATO-JUGAL
COMPLEXE PALATIN	ossification enchondrale du palato-ptérygo-carré : CARRÉ, ÉPIPTÉRYGOIDE ossification dermique du palais : PARASPHÉNOIDE (impair) VOMER, PALATIN, PTÉRYGOIDE, ECTOPTÉRYGOIDE
MANDIBULE	ossification du cartilage de Meckel : ARTICULAIRE ossification dermique : DENTAIRE, CORONOIDE, SPÉNIAL, ANGULAIRE, SUPRA-ANGULAIRE
TRANSFORMATION DES ARCS HYOIDIEN ET BRANCHIAUX	portion dorsale de l'arc hyoïdien : COLUMELLE appareil hyo-branchial — portion ventrale de l'arc hyoïdien et 1er arc branchial → support de la langue — arcs branchiaux postérieurs → cartilages du larynx.

▲ ***Tableau récapitulatif des os du squelette céphalique des Tétrapodes.***

des os branchiaux (dents pharyngiennes) ; leur nombre et leur forme, variés, sont adaptés au régime alimentaire. Parmi les nombreuses spécialisations, citons la dentition hétérodonte des Sparidés, telle la daurade, mangeurs d'oursins et de coquillages, avec, à l'avant, des dents incisiformes coupantes et, latéralement, plusieurs rangées de « molaires » arrondies.

Le passage des Poissons aux Tétrapodes

Les Téléostéens ne représentent pas une étape évolutive vers les Tétrapodes. Les termes de passage entre Poissons et Tétrapodes sont à rechercher pour le crâne, comme pour les autres parties du squelette, chez les Crossoptérygiens Rhipidistiens, seuls Poissons qui possédassent des choanes ou narines internes. Cependant, les intermédiaires entre ces Crossoptérygiens et les Stégocéphales, ancêtres des Tétrapodes, ne sont pas connus.

L'évolution du crâne chez les Stégocéphales fossiles est extrêmement difficile à suivre. Les principaux traits à noter sont la régression de l'endosquelette, compensée par l'agrandissement et l'épaississement du crâne dermique, et l'immobilisation progressive du palais et de la mâchoire supérieure sur le neurocrâne. On peut constater la tendance évolutive de certaines formes, les Labyrinthodontes, vers les Amphibiens, par aplatissement général du crâne et fenestration du revêtement palatin, tandis que d'autres formes, les Cotylosauriens, manifestent des caractères reptiliens : le crâne élevé, le museau bien dégagé.

Structure et évolution du crâne chez les Tétrapodes actuels

L'évolution du crâne des Tétrapodes peut s'expliquer en grande partie par deux processus : son adaptation aux changements qu'implique la vie aérienne (la transformation de l'appareil respiratoire, le développement des organes sensoriels, olfaction et audition étant appelées à jouer un rôle très important) et l'augmentation de volume de l'encéphale.

— Le *neurocrâne :* sa portion d'origine enchondrale, constituant l'*endocrâne,* est réduite mais forme toujours la base, la paroi postérieure et une partie des parois latérales de la portion du crâne qui entoure l'encéphale, ainsi que sa cloison antérieure, plus ou moins complexe et qui peut participer au septum nasal. La portion dermique du neurocrâne prend beaucoup d'importance : d'une part, elle constitue la paroi dorsale du crâne au-dessus de l'encéphale en se soudant aux pièces de l'endocrâne ; d'autre part, elle s'allonge en avant pour abriter les fosses nasales, dont le développement peut être considérable. Tous ces os dermiques, plus ou moins nombreux, se soudent entre eux et avec la mâchoire supérieure secondaire dermique pour former le *toit dermique.*

— Le *splanchnocrâne* perd son individualité et sa portion enchondrale est très réduite. Sa régression et sa transformation, dont les dispositions nouvelles seront examinées plus loin, s'accentueront chez les Mammifères. Les caractères décrits ci-dessous sont valables pour les Tétrapodes non mammaliens.

Du premier arc viscéral primitif ne subsistent que le carré et un épiptérygoïde (tige reposant à l'origine sur le ptérygoïde) pour la portion supérieure, et l'articulaire (ossification de l'extrémité postérieure du cartilage de Meckel) pour la portion inférieure. Le carré conserve son importance : il établit la jonction entre le toit dermique et le palais et supporte l'articulation de la mâchoire inférieure. La mâchoire supérieure, dermique, est soudée au crâne. La mâchoire inférieure, ou *mandibule,* est aussi presque entièrement dermique ; l'articulation se fait entre le carré et l'articulaire.

Les os dermiques formés dans le plafond buccal s'unissent pour former un *palais primaire,* qui se soude en arrière au carré (éventuellement à l'épiptérygoïde) et à la base de l'endocrâne, en avant au prémaxillaire et au maxillaire. Le palais sert de plancher aux cavités nasales ; il est perforé par les choanes, ou narines internes, qui font communiquer les cavités nasale et buccale permettant la respiration aérienne.

La transformation des arcs postmandibulaires est en relation directe avec la disparition des branchies et avec l'apparition de l'oreille moyenne. L'arc hyoïdien n'a plus à supporter les mâchoires ; sa moitié dorsale (hyomandibulaire des Poissons) devient la columelle, ou stapes ; celle-ci est destinée à transmettre les vibrations sonores dans l'oreille moyenne, appuyée sur la région otique du crâne d'un côté, sur le tympan de l'autre. Sa moitié

▶ ***Page ci-contre, en bas, crâne d'un Amphibien (Rana sp.) : pm, prémaxillaire; vo, vomer; na, nasal; ma, maxillaire; pt, ptérygoïde; sq, squamosal; po, prootique; fp, fronto-pariétal; sp, sphenethmoïde; en bas, la mandibule.***

ventrale ainsi qu'une partie des arcs branchiaux forment l'*appareil hyoïdien,* ou hyobranchial, qui soutient la langue et le larynx.

Le tableau ci-contre indique les noms des principaux os pour chacun des constituants du crâne des Tétrapodes.

Les Amphibiens. Le squelette céphalique est très régressé par rapport aux formes fossiles (Labyrinthodontes), surtout par réduction du nombre des os dermiques. L'appareil hyobranchial est développé chez les larves : il existe 3 ou 4 arcs branchiaux réduits à leur portion ventrale, en plus de la partie inférieure de l'arc hyoïdien, lequel régresse à la métamorphose en une plaque (corps de l'hyoïde), support de la langue et du plancher buccal.

Les Reptiles. La portion du crâne qui abrite l'encéphale est très réduite par rapport à l'ensemble du crâne. Le toit dermique est, par contre, très développé; il recouvre l'endocrâne mais lui est nettement extérieur latéralement, et sa portion préorbitaire s'allonge souvent considérablement (par exemple, chez les crocodiles). A l'origine, les os de la région temporale sont jointifs et forment une paroi qui est séparée de l'endocrâne par la cavité temporale occupée par les muscles masticateurs. L'étude de la paroi temporale est intéressante car c'est sur sa structure qu'est fondée la classification des Reptiles : l'écartement ou la disparition de certains os détermine la formation de fenêtres, ou fosses temporales, qui livrent passage aux muscles, la paroi se réduisant à des arcs, ou barres (cf. classification des Reptiles).

Au palais primaire peut s'ajouter ventralement un palais secondaire, par reploiement des os de la mâchoire et de certains os du palais primaire; ce phénomène, ébauché chez les Chéloniens, est poussé à l'extrême chez les Crocodiliens.

Le carré, soudé au neurocrâne chez les Chéloniens, devient mobile chez les Lacertiliens et surtout chez les Ophidiens, où ses liaisons avec le crâne et les os du palais sont allégées. Cette disposition prend toute son importance chez les vipères : lorsque leur bouche s'ouvre, les maxillaires munis de crochets se redressent sous la poussée du carré, des ptérygoïdes et du palatin, actionnés par des muscles puissants.

La mandibule comporte un maximum d'os dermiques. La columelle est ossifiée en une seule pièce et l'appareil hyoïdien réduit.

Les dents des Reptiles sont de différents types au point de vue de leur implantation : elles sont soudées à la mâchoire sur le bord de l'os (dents acrodontes) ou sur sa face interne (dents pleurodontes) chez les Lacertiliens, implantées dans des alvéoles (dents thécodontes) chez les crocodiles. Les tortues n'ont pas de dents, mais leurs mâchoires ont un bord tranchant et sont recouvertes d'un bec corné.

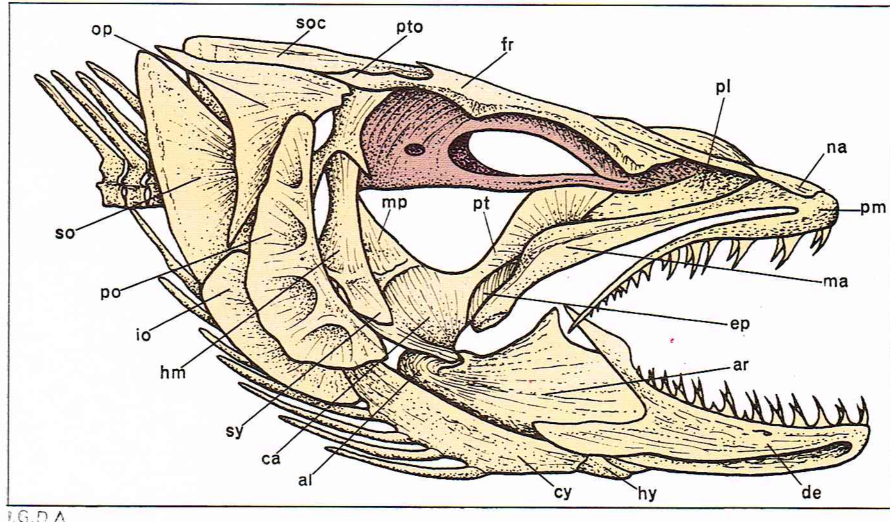
Les Oiseaux. La cavité crânienne s'agrandit en rapport avec le développement de l'encéphale; les os étant minces et spongieux, le crâne est allégé. L'endocrâne, réduit, est refoulé ventralement par la croissance du toit dermique en forme de voûte, et le foramen magnum se trouve déplacé vers la face ventrale, ce qui facilite la station bipède.

Les Mammifères. Les Mammifères dérivent de la lignée reptilienne à crâne de type synapside, caractérisé par la présence d'une seule fenêtre temporale en position inférieure. Au cours de l'évolution, cette fosse temporale s'agrandit, s'ouvre vers le haut et communique avec l'orbite par disparition de l'arc postorbitaire. Le développement de l'encéphale entraîne un agrandissement de la partie du crâne qui l'entoure et celle-ci devient, par fusion d'os de différentes origines, une boîte crânienne totalement ossifiée et fermée; il y a disparition de certains os reptiliens mais apparition d'os nouveaux. L'encéphale occupe tout le volume de la boîte, y laissant son empreinte. La partie antérieure du crâne, qui abrite les cavités nasales, constitue la face.

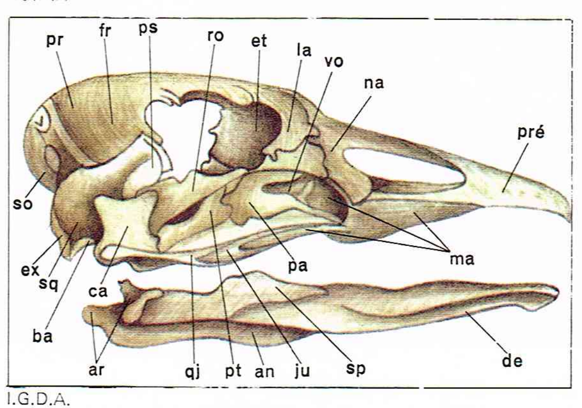
L'endocrâne est quelque peu modifié : les occipitaux forment une plaque à peu près verticale; ils encadrent un foramen magnum en position basse et portent deux condyles.

Le toit et les parois de la boîte crânienne ainsi que la face sont constitués par les os du toit dermique (moins nombreux que chez les Reptiles), auxquels s'annexent des os de différentes origines. Ce toit crânien est caractérisé : par sa fosse temporale limitée extérieurement par l'arcade zygomatique (jugal et prolongement du squamosal); la relation entre fosse temporale et orbite varie avec l'évolution; par des crêtes sagittale et occipitale, plus ou moins développées, servant à l'attache des muscles masticateurs.

La face est plus ou moins allongée; les prémaxillaires et maxillaires qui constituent la mâchoire supérieure portent des dents; les narines externes s'ouvrent ensemble à l'avant. La cavité glénoïde d'articulation de la mandibule, creusée à la partie ventrale du squamosal, a des formes diverses en rapport avec la façon de mâcher des animaux : elle est en forme de gouttière transversale permettant seulement les mouvements verticaux chez les Carnivores, en rainure allongée permettant seulement un déplacement

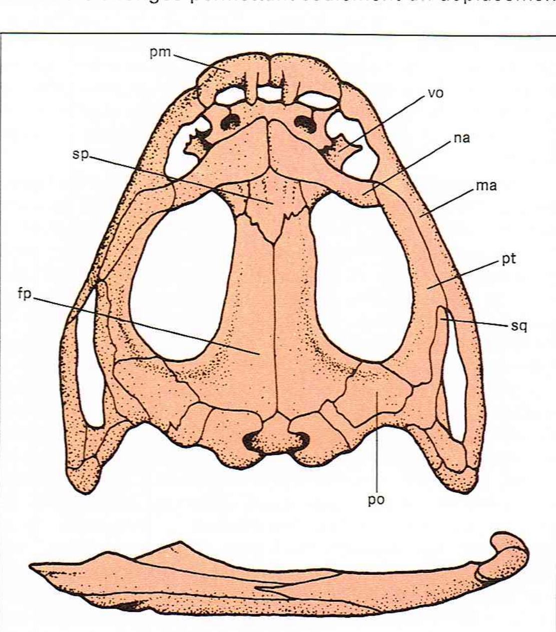


I.G.D.A.



I.G.D.A.

◄▲ *Ci-dessus, squelette céphalique d'un Téléostéen* **(Merluccius sp.)** ***[les os orbitaires ont été enlevés] :***
op, operculaire; soc, supra-occipital; pto, ptérotique; fr, frontal; pl, palatin; na, nasal; pm, prémaxillaire; ma, maxillaire; ep, ectoptérygoïde; ar, articulaire; de, dentaire; pt, entoptérygoïde; mp, métaptérygoïde; hy, hypohyal; cy, cératohyal; al, angulaire; ca, carré; sy, symplectique; hm, hyomandibulaire; io, interoperculaire; po, préoperculaire; so, sous-operculaire.
Ci-contre, squelette céphalique d'un Oiseau; pr, pariétal; fr, frontal; ps, pleurosphénoïde; ro, rostre du basisphénoïde; et, ethmoïde; la, lacrymal; vo, vomer; na, nasal; pré, prémaxillaire; so, supraoccipital; ex, exoccipital; sq, squamosal; ba, basisphénoïde; ca, carré; ar, articulaire; qj, quadratojugal; pt, ptérygoïde; an, angulaire; ju, jugal; sp, supra-angulaire; de, dentaire; pa, palatin; ma, maxillaire.



I.G.D.A.

Reptile Pélycosaurien

Reptile Thérapside

Chien

Primate

Richard Colin

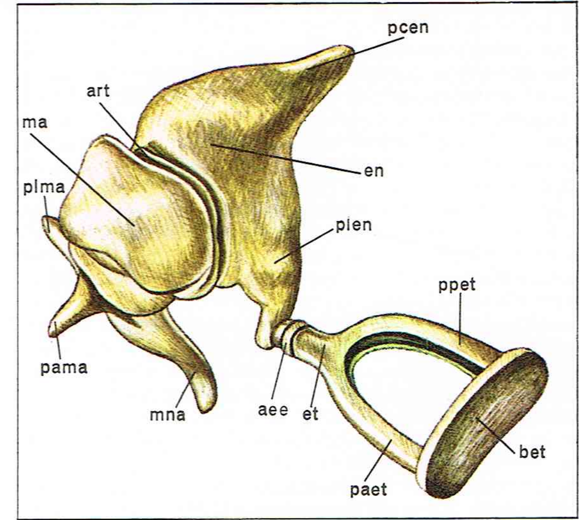
▲ *Représentation schématique de la disposition synapside; pm, prémaxillaire; ma, maxillaire; na, nasal; l, lacrymal, prf, préfrontal; f, frontal; pf, postfrontal; po, postorbitaire; pa, pariétal; s, squamosal; j, jugal; qj, quadratojugal; en, narine externe; o, orbite; so, supraoccipital; al, alisphénoïde; tb, bulle tympanique; p₄, 4e prémolaire; à noter les différentes positions de la fosse temporale.*

antéro-postérieur chez les Rongeurs, assez plate chez les Ruminants qui déplacent leur mandibule transversalement.

Le palais primaire est réduit au vomer, qui sépare les deux cavités nasales, à une partie des palatins et à des ptérygoïdes régressés. Un palais secondaire (véritable plafond buccal) s'est formé à partir des prémaxillaires, maxillaires et palatins; ce palais osseux est prolongé en arrière par un palais membraneux; la mastication peut donc s'effectuer sans gêner la respiration. Dans les fosses nasales, des os turbinaux ou cornets du nez se développent : ce sont des lamelles osseuses enroulées recouvertes d'épithélium respiratoire.

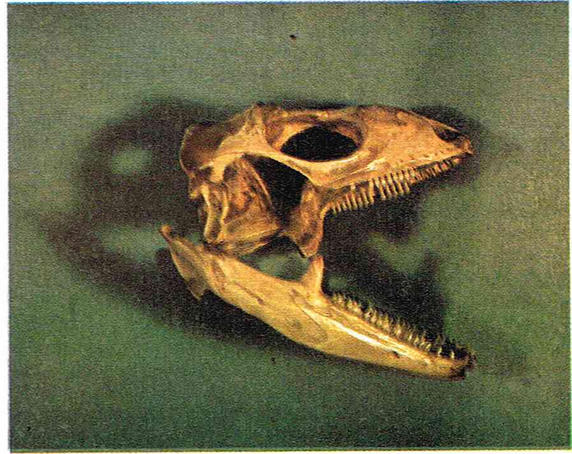
La mandibule est formée d'un seul os dermique, le dentaire, qui émet des processus et s'articule par un condyle dans la cavité glénoïde du squamosal. L'évolution de la mâchoire peut être suivie sur les formes fossiles, des Reptiles aux Mammifères : l'articulation reptilienne, entre le carré et l'articulaire, fait place progressivement à l'articulation mammalienne entre le squamosal et le dentaire; certains Reptiles mammaliens *(Diarthrognathus)* possédaient la double articulation. Une partie des os ainsi disparus de la mâchoire passent au service de l'oreille moyenne.

Cette dernière, perfectionnée, représente un aboutissement évolutif. Elle est constituée par une chaîne de trois osselets : le marteau, l'enclume, l'étrier. L'étrier correspond à la columelle des Reptiles; les autres os peuvent être homologués, selon la théorie de Reichert-Gaupp, à des os de la mâchoire des Reptiles : l'enclume au carré et le marteau à l'articulaire. (Il est à remarquer d'ailleurs que la position relative des osselets correspond à la position hyomandibulaire — carré — articulaire des Poissons.) Les osselets sont englobés dans la cavité tympanique (dérivée de la première poche viscérale); celle-ci est limitée par une enveloppe osseuse complexe à laquelle participent : le périotique, situé au fond (percé de la fenêtre ovale sur laquelle s'appuie l'étrier), le squamosal et l'ectotympanique; ces deux derniers constituent le tympanique *sensu stricto,* homologué à l'angulaire de la mandibule reptilienne, en forme d'anneau (chez les Mammifères primitifs) ou en forme de bulle tympanique, à la construction de laquelle peut s'adjoindre un ectotympanique (→ bulle auditive); le tympan est tendu sur le tympanique et donne appui au marteau.



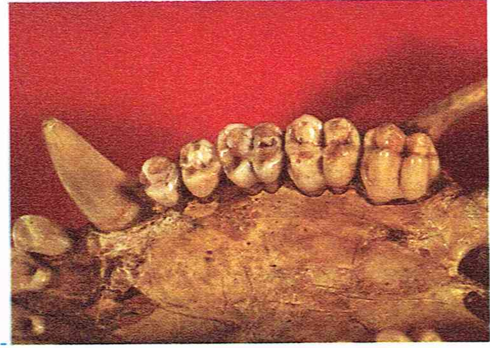
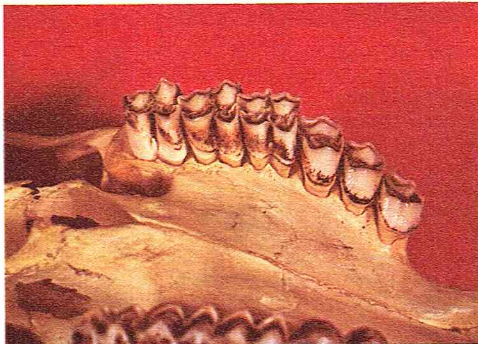
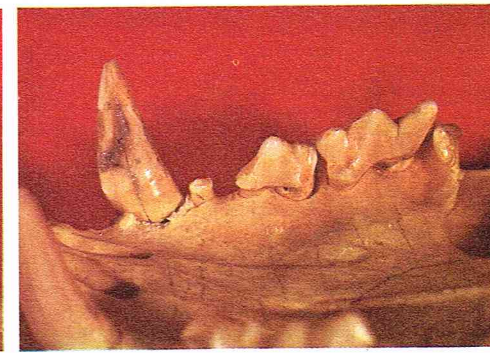
I.G.D.A.

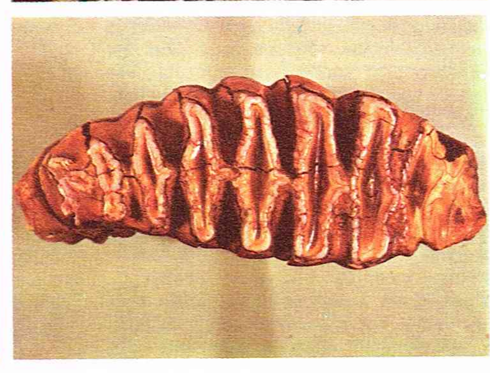
▶ *Chaîne des osselets de l'oreille interne; ma, marteau : plma, processus antérieur latéral du marteau; pama, processus antérieur du marteau; mna, manubrium du marteau; art, articulation marteau-enclume; en, enclume; pcen, processus court de l'enclume; plen, processus long de l'enclume; aee, articulations enclume-étrier; et, étrier; ppet, processus postérieur de l'étrier; paet, processus antérieur de l'étrier; bet, vase de l'étrier.*



M.J. Thillard

▶ *Crâne de Naran (Reptile Lacertilien); vue de profil.*




M. J. Thillard

▲ ***De gauche à droite et de haut en bas : dents* bunodontes *de Primate (singe); dents* sélénodontes *de Ruminant (chevreuil); dents* sécodontes *de Carnivore (panthère); dents* lophodontes *de Rongeur; dent* polylophodonte *d'éléphant d'Afrique; dent* hypsodonte *de cheval, table d'usure.***

Les dents des Mammifères. La connaissance des dents est importante, car leur observation peut permettre à elle seule d'identifier un animal, son régime et son âge.

— *Structure*. La dent comporte une couronne, partie fonctionnelle, et une racine enfoncée dans un alvéole de la mâchoire, à laquelle elle est reliée par des ligaments (dent thécodonte). Elle est constituée par la dentine, ou ivoire (variété de tissu osseux), revêtue d'émail (de structure prismatique) sur la couronne; la racine se recouvre de cément (tissu paradentaire) qui peut aussi envahir la couronne; au centre, la cavité pulpaire (contenant la pulpe) se prolonge dans la racine par un canal où pénètrent le nerf et les vaisseaux.

— *Forme*. La denture des Mammifères est hétérodonte. La forme de la couronne varie suivant l'emplacement des dents : elle peut être simple (dent haplodonte), avec une seule racine, comme pour les incisives et les canines, ou compliquée par poussée de nombreuses pointes, ou cuspides, ou tubercules (dents plexodontes), avec plusieurs racines, comme pour les dents jugales : les prémolaires et molaires. La forme des dents est en relation avec leur rôle : préhension pour les dents antérieures, mastication pour les postérieures; en outre, elle varie suivant le régime alimentaire. Le nombre des cuspides, leur forme, leur union par des crêtes déterminent différents aspects de la couronne, que l'on peut grouper en quatre types principaux : le type bunodonte des Primates et Suidés; le type sécodonte des Carnivores; le type lophodonte qu'on trouve chez le tapir et le rhinocéros (les dents des éléphants à nombreuses crêtes sont polylophodontes, les dents des Rongeurs ont souvent des lamelles transversales mais d'origine complexe); enfin, le type sélénodonte des Ruminants.

— *Croissance*. Les Mammifères sont généralement diphyodontes, avec deux dentitions (ou générations dentaires) : une lactéale et une permanente. La dent de remplacement apparaît latéralement, du côté lingual, mais se développe ensuite sous la dent en place, dont la racine se résorbe.

Le mode de croissance détermine deux types principaux de dents, avec des intermédiaires : les dents brachyodontes, à croissance limitée, ont une couronne basse dont la croissance s'arrête juste à la fin de leur éruption, l'orifice de la racine se réduisant à un petit foramen et l'usure étant faible; les dents hypsodontes ont une couronne élevée, une racine longue, du cément sur la couronne, et leur croissance se poursuit longtemps, la cavité pulpaire restant largement ouverte, et la couronne s'usant généralement en compensation. Dans certains cas, la racine ne se ferme jamais, la croissance continue toute la vie.

— *Disposition*. Chaque demi-mâchoire porte généralement trois catégories de dents. Celles-ci sont définies par leur position sur les os de la mâchoire supérieure : les incisives sont implantées sur la partie antérieure du prémaxillaire et sont souvent tranchantes; la canine, toujours unique, est fixée sur le prémaxillaire contre la suture avec le maxillaire; la canine inférieure se situe juste en avant de la supérieure quand la mâchoire se ferme; les dents jugales sont insérées dans le maxillaire; enfin, on distingue les prémolaires, antérieures, précédées par des dents lactéales, et les molaires, postérieures, à couronne généralement plus complexe que les précédentes, qui ne sont pas remplacées (elles appartiendraient à la dentition lactéale). Certaines dents peuvent manquer, déterminant ainsi des diastèmes.

Le nombre et la répartition des dents, fixe pour chaque espèce, définit la formule dentaire de l'animal, qui s'exprime par demi-mâchoire supérieure et inférieure. On admet pour les Mammifères une formule dentaire primitive à 44 dents, réparties comme suit :

$$I\,\frac{3}{3};\ C\,\frac{1}{1};\ P\,\frac{4}{4};\ M\,\frac{3}{3};$$

celle-ci se retrouve chez le porc. Ce nombre, rarement dépassé sauf par les Cétacés Odontocètes, tend à diminuer chez les Mammifères actuels.

La musculature céphalique. Dans la tête, la musculature somatique est peu développée : la métamérisation est très perturbée et une grande partie du mésoblaste se dissocie. Elle ne fournit que les muscles oculomoteurs et, par migration, des muscles hypobranchiaux. La musculature des arcs viscéraux des Poissons et celle de la mâchoire des Tétrapodes sont d'origine viscérale, dérivées du mésenchyme des lames latérales, exceptionnellement striées.

Nous nous intéresserons seulement à la musculature masticatrice des Mammifères. En effet, le mode de nutrition, faisant intervenir une véritable mastication, s'accompagne chez les Mammifères d'un développement de cette musculature en rapport avec le régime alimentaire.

En conclusion, l'étude du squelette présente un intérêt multiple. Histologiquement, il est à la base du métabolisme des sels minéraux, en particulier calciques. Anatomiquement, il est le support du corps, et l'observation de son modelage, de la structure des membres et des caractères du crâne, jointe à l'examen des dents, fournit de nombreux renseignements sur le mode de vie et le régime alimentaire des animaux. Enfin, la connaissance approfondie du squelette est nécessaire à la compréhension des données paléontologiques, qui permettent de reconstituer les principales étapes évolutives de l'histoire des Vertébrés.

▶ *Page ci-contre, à gauche, test de* Sphaerechinus granularis. *A droite, représentation schématique du squelette hydrostatique des Vers; A, antagonisme entre les muscles circulaires et longitudinaux : toute contraction des muscles circulaires entraîne une extension du Ver, son diamètre diminue; le retour aux dimensions originales ne peut se faire que par la contraction des muscles longitudinaux; B, conséquences possibles de la contraction des muscles circulaires : les changements observés dépendent du comportement des muscles longitudinaux (ou circulaires) qui ne sont pas en contraction.*

TÉGUMENT, SQUELETTE ET MUSCULATURE CHEZ LES INVERTÉBRÉS

Le squelette d'un animal peut se définir comme une structure solide assurant la protection de certains tissus fragiles et servant de support aux organes mous ainsi que de points d'attache aux muscles, dont les contractions permettent les mouvements de l'animal.

Chez les Vertébrés, le squelette (os et cartilage) est interne; s'il supporte les différents organes, son principal rôle est de servir de points d'attache aux muscles. Ceux-ci sont placés de façon qu'à tout muscle ayant une action précise corresponde un muscle ayant une action antagoniste : par exemple, au muscle fléchisseur de la jambe correspond le muscle extenseur de la jambe. Un muscle en se rétractant annule les tensions qui existent dans celui qui est antagoniste.

Chez la plupart des Invertébrés, le squelette est externe et correspond à une production tégumentaire plus ou moins rigide qui assure une protection complète de l'animal et le maintien de ses organes. Chez les Hydraires, les Plathelminthes, les Némathelminthes, les Annélides, ce squelette est mou, élastique et, de ce fait, ne peut servir de points d'ancrage à des muscles antagonistes. L'activité musculaire est assurée par des muscles disposés autour de l'animal; leurs contractions s'opposent à la pression des liquides internes (liquide cœlomique, hémolymphe) et à l'élasticité de la cuticule tégumentaire; l'ensemble du système constitue un squelette hydrostatique. Chez les Mollusques, le squelette est rigide mais il n'y a pas antagonisme entre les muscles; ceux-ci s'opposent soit aux pressions internes exercées par l'hémolymphe (muscles rétracteurs du pied), soit à l'élasticité des ligaments (muscles adducteurs des valves des Lamellibranches). Enfin chez les Arthropodes, le squelette est dur et sert de points d'ancrage à des muscles antagonistes.

Différents types de squelettes

Squelettes internes

Chez les Éponges, le squelette interne est formé de spicules calcaires ou siliceux ou de fibres de spongine (scléroprotéine). Ces spicules sont sécrétés par des cellules provenant de l'épiderme : les *scléroblastes*. Quand un scléroblaste sécrète un spicule monaxone (petite tige de calcaire ou de silice), son noyau commence par se diviser en deux, la cellule devenant ainsi un ensemble binucléé. Une matrice organique apparaît petit à petit entre les deux noyaux et se charge au fur et à mesure de calcaire (s'il s'agit d'une Éponge calcaire). Au bout d'un certain temps, l'aiguille formée est assez longue pour que le scléroblaste se sépare en deux cellules filles; la plus interne, la fondatrice, migre vers la cavité gastrique tout en continuant la sécrétion du spicule, qu'elle allonge ainsi vers l'intérieur. Pendant ce temps, la deuxième cellule fille dépose des couches de calcaire le long du spicule qui s'élargit graduellement. La sécrétion des spicules à plusieurs branches se fait suivant le même schéma, mais plusieurs scléroblastes interviennent (trois pour les spicules tétraxones).

Le squelette chitineux, calcaire ou corné, des Cnidaires Octocoralliaires a une origine identique. Il peut cependant être plus rigide que celui des Éponges, car les spicules sont le plus souvent emballés dans une scléroprotéine (la gorgonine) et même, parfois, dans du carbonate de calcium (corail rouge).

Les Échinodermes ont aussi un squelette interne, mais celui-ci est d'origine mésodermique. Il est sécrété sous forme de spicules calcaires (calcite) qui s'élargissent en plaques plus ou moins spongieuses. Celles-ci viennent se placer en dessous de l'ectoderme.

Squelettes externes mous

Les Trématodes, les Cestodes, les Nématodes et les Annélides n'ont pas à proprement parler de squelette. Cependant, la cuticule élastique qui les recouvre et la pression exercée par les liquides internes confèrent à leurs téguments une certaine rigidité (squelette hydrostatique). L'architecture générale du tégument est la même dans tous ces groupes : une cuticule externe sécrétée par une assise de cellules ectodermiques (ou cellules hypodermiques), le tout reposant sur une ou plusieurs couches musculaires.

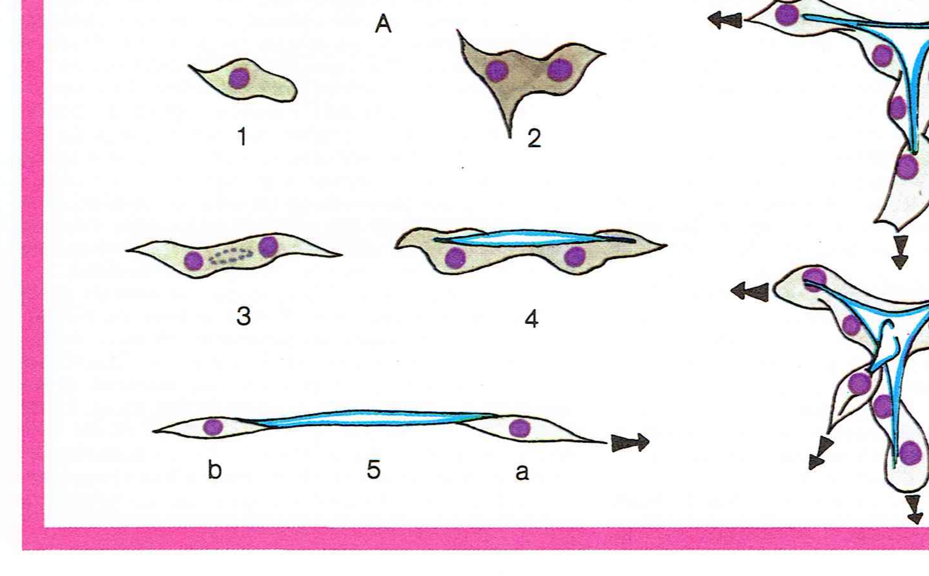
En fait, si l'on se penche sur les différents tissus, l'un après l'autre, on observe de nombreuses différences. Elles portent :

— sur la nature de la cuticule : mucoprotéines et collagène chez les Trématodes et les Cestodes, kératine et collagène chez les Nématodes, collagène chez les Annélides;

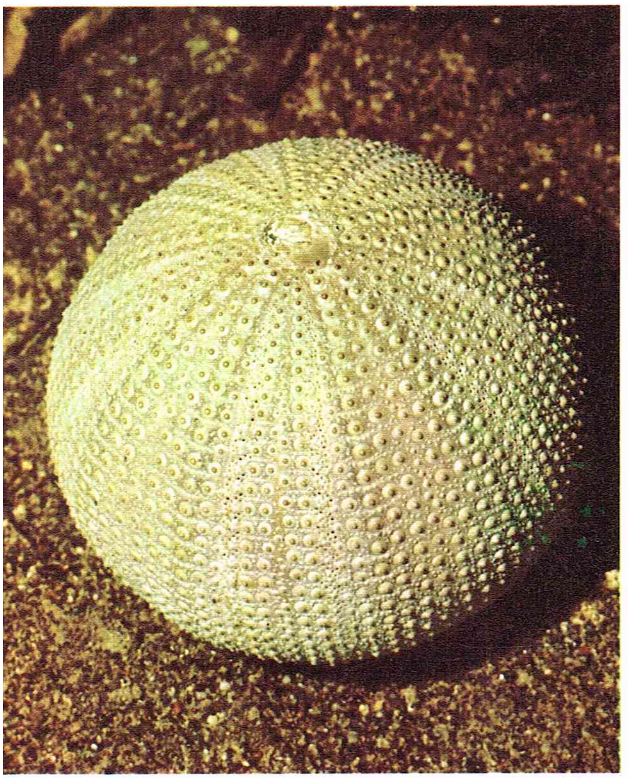
— sur sa formation : production extracellulaire chez les Nématodes et les Annélides, production intracellulaire chez les Trématodes et les Cestodes (hypoderme syncytial); ce caractère explique peut-être le rôle actif de cette cuticule dans l'absorption des aliments;

— sur la structure et la disposition des muscles : cellules myoépithéliales chez les Nématodes (fibrilles suivant l'axe longitudinal), cellules musculaires à fibres striées obliques chez les autres, formant une couche externe de muscles circulaires et une couche interne de muscles longitudinaux.

Chez *Arenicola marina,* la pression interne, antagoniste de l'action musculaire, est de 14 cm d'eau; quand l'animal fournit un effort, en creusant son trou, cette pression augmente jusqu'à 30 cm d'eau; par contre, si l'animal est endormi, elle tombe à 3 cm d'eau. Toute ponction du liquide interne fait diminuer l'activité de l'animal et va jusqu'à le paralyser. En effet, le liquide cœlomique interne joue le rôle d'intermédiaire entre les différents muscles; si une série de muscles circulaires se contractent, la



▶ *Formations de spicules d'Éponge; A,* spicule monactine *: 1, scléroblaste; 2, scléroblaste binucléé; 3, scléroblaste binucléé contenant la matrice organique du futur spicule; 4, élongation du scléroblaste; 5, division du scléroblaste en deux cellules filles (a, cellule fondatrice; b, cellule épaississante); B,* spicule triactine*; C,* spicule tétractine*; la flèche indique la direction suivant laquelle se fait l'élongation des spicules.*


A. Margiocco

pression du liquide cœlomique augmente à l'intérieur de l'animal et a tendance à détendre les muscles qui ne sont pas en contraction. Ce système permet de créer un antagonisme entre les muscles circulaires et longitudinaux.

Squelettes externes durs

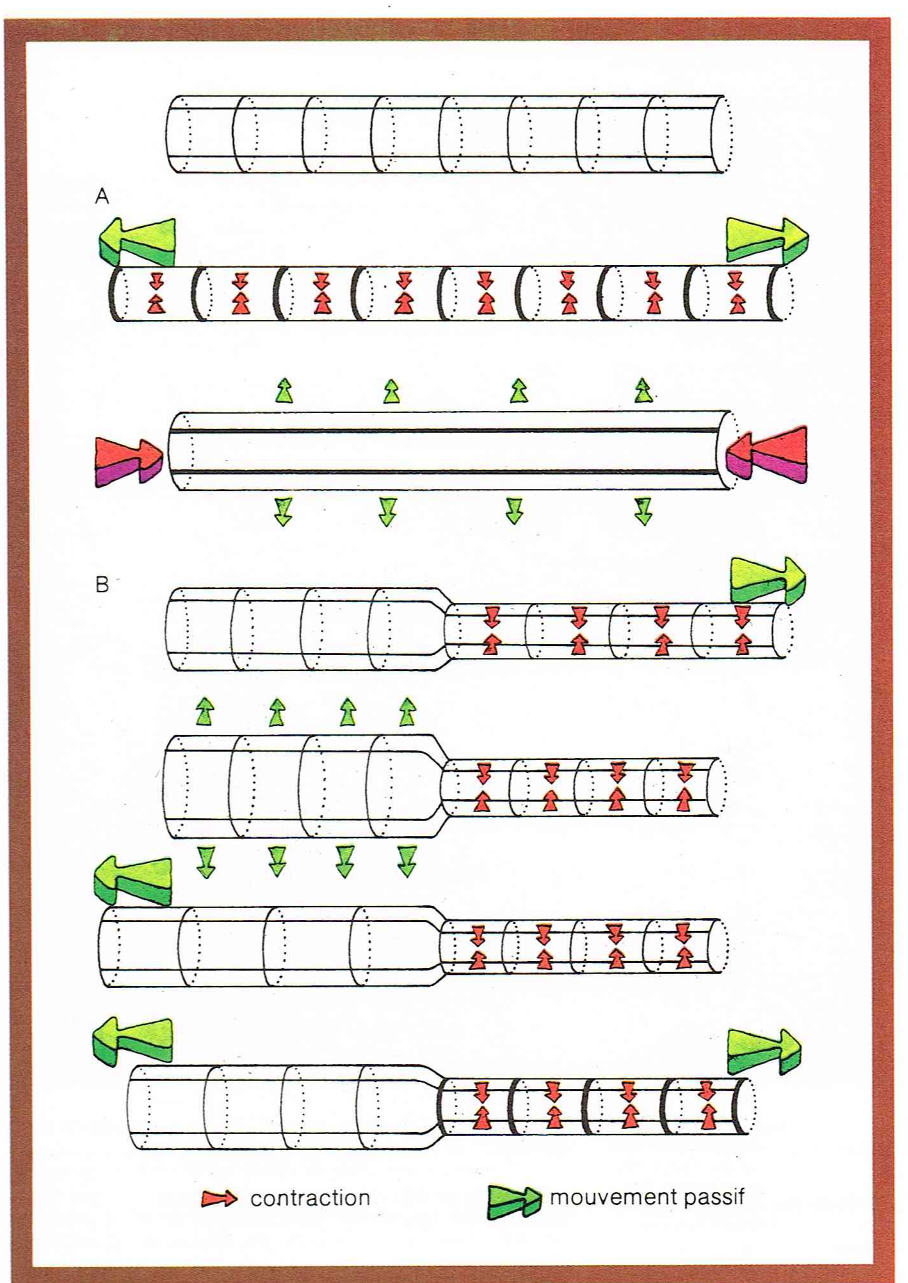
Un tel type de squelette se trouve chez les Mollusques et les Arthropodes.

L'exosquelette des Mollusques, la *coquille,* a une forme très variable, mais elle est toujours sécrétée par l'épithélium du manteau. Sa composition de base correspond à une scléroprotéine, la conchioline, qui est plus ou moins chargée en carbonate de calcium. Celui-ci peut être remplacé, en partie, par du carbonate de magnésium et même par du carbonate de strontium (les Mollusques peuvent donc être des indicateurs de pollutions atomiques).

La coquille est formée : d'une couche interne de nacre (cristaux de carbonate de calcium disposés parallèlement à la surface et entourés de conchioline) ; d'une couche intermédiaire de cristaux de calcite (ou d'aragonite) disposés perpendiculairement à la surface ; enfin, d'une couche externe, le périostracum, formée de conchioline. La structure chimique exacte de cette dernière couche caractérise les conditions de vie de l'animal : chez les Gastéropodes marins, le périostracum présente un taux de glycine inférieur à celui qui est trouvé chez les Gastéropodes d'eau douce ; des variations dans la salinité font varier la teneur relative des différents amino-acides qui constituent la conchioline.

La sécrétion de la coquille demande la mobilisation du *calcium*. Chez les Mollusques aquatiques, le calcium provient du milieu ambiant ; il pénètre dans le manteau soit directement, soit indirectement après avoir été récupéré par l'hémolymphe dans les autres tissus (les branchies par exemple). La vitesse de pénétration du calcium dans le manteau est dix fois plus grande que celle du sodium. Chez les Gastéropodes terrestres, il est fourni par la nourriture ; quand il n'est pas utilisé immédiatement, il est stocké dans certaines cellules de la glande digestive. Les rapports étroits entre la teneur en calcium du milieu et leur sécrétion expliquent la finesse des coquilles des Mollusques d'eau douce et terrestres.

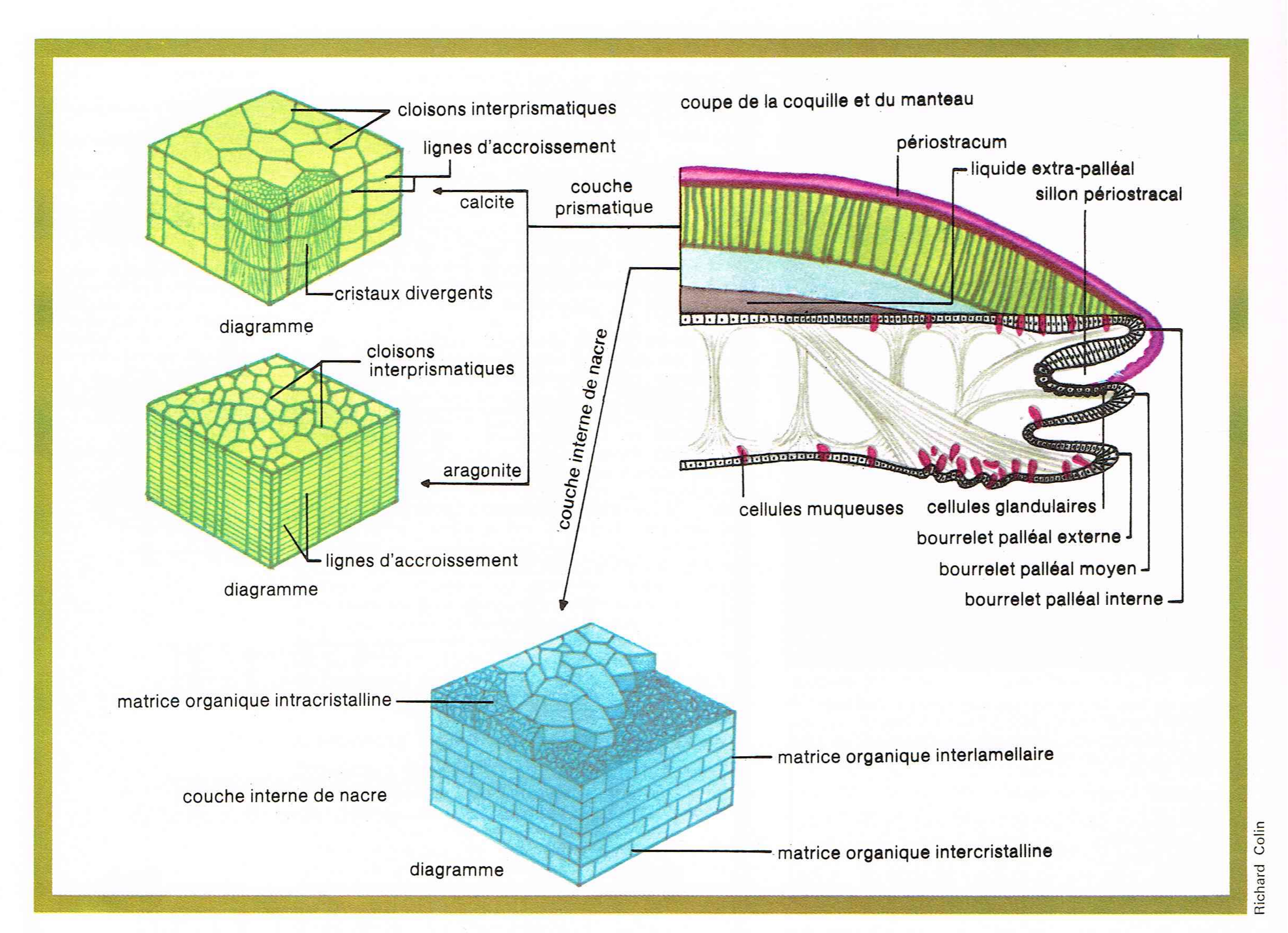
Le deuxième composé à mobiliser est le CO_2. Celui-ci provient de trois sources principales : le milieu ambiant, l'urée par action de l'uréase, la décarboxylation de certains composés du cycle de Krebs (acide oxaloacétique par exemple). Il est transformé, par la suite, en bicarbonate et carbonate sous l'action de l'anhydrase carbonique.



Richard Colin


E. Robba

◀ ***Coupe transversale du tégument d'Ascaris (Nématode) : on observe la cuticule, une assise de cellules ectodermiques et les fibres musculaires disposées suivant l'axe longitudinal (coloration de contraste)***



▲ ***Représentation schématique d'un*** **squelette externe dur :** ***la coquille des Mollusques Lamellibranches.***

Tout inhibiteur de cette enzyme inhibe la formation de la coquille.

La formation des cristaux se fait au contact de la matrice organique constituée par la conchioline; il paraît à peu près certain maintenant que c'est la structure chimique de cette matrice qui oriente les dépôts de CO_3Ca vers l'aragonite ou la calcite.

Chez les Lamellibranches, les valves des coquilles sont maintenues ouvertes par des ligaments élastiques. Leur fermeture est commandée par la contraction des muscles adducteurs; les fibres musculaires qui les constituent sont de deux sortes : les unes, striées (transversalement ou en oblique), assurent une fermeture rapide de la coquille, les autres, lisses, maintiennent les valves fermées. Chez certains de ces animaux *(Pecten, Ostrea),* il est possible de distinguer à l'œil nu les deux types de fibres, car celles-ci sont groupées en deux muscles distincts plus ou moins accolés; chez les autres *(Mya, Mytilus),* elles sont mélangées.

L'exosquelette des Arthropodes est constitué par leur cuticule. Celle-ci, sécrétée par les cellules de l'épiderme, est constituée de chitine. Elle est organisée en trois feuillets superposés : l'*endocuticule,* l'*exocuticule* et l'*épicuticule.* Les deux premiers feuillets contiennent des molécules de chitine qui sont liées à une protéine, l'arthropodine; l'épicuticule, elle, est formée, chez les Insectes, par quatre couches de produits différents, qui sont sécrétées successivement (des canalicules traversent l'endo- et l'exocuticule). La première, la plus interne, est la *couche de cuticuline;* elle est sécrétée juste au début de la mue. Puis viennent une *couche polyphénolique,* une *couche cireuse* (la seule qui soit imperméable), une *couche cémentaire* qui est sécrétée très tardivement. Endo- et exocuticules se chargent de sels de calcium chez les Crustacés et les Diplopodes. L'endocuticule correspond plus ou moins à la partie de la cuticule qui est digérée au moment de la mue.

La cuticule s'invagine à de nombreux endroits formant des apodèmes qui servent de points d'attache aux différents muscles. Ceux-ci sont striés et forment, comme chez les Vertébrés, des systèmes antagonistes.

Croissance du squelette

Squelettes internes

La croissance des squelettes internes est continue.

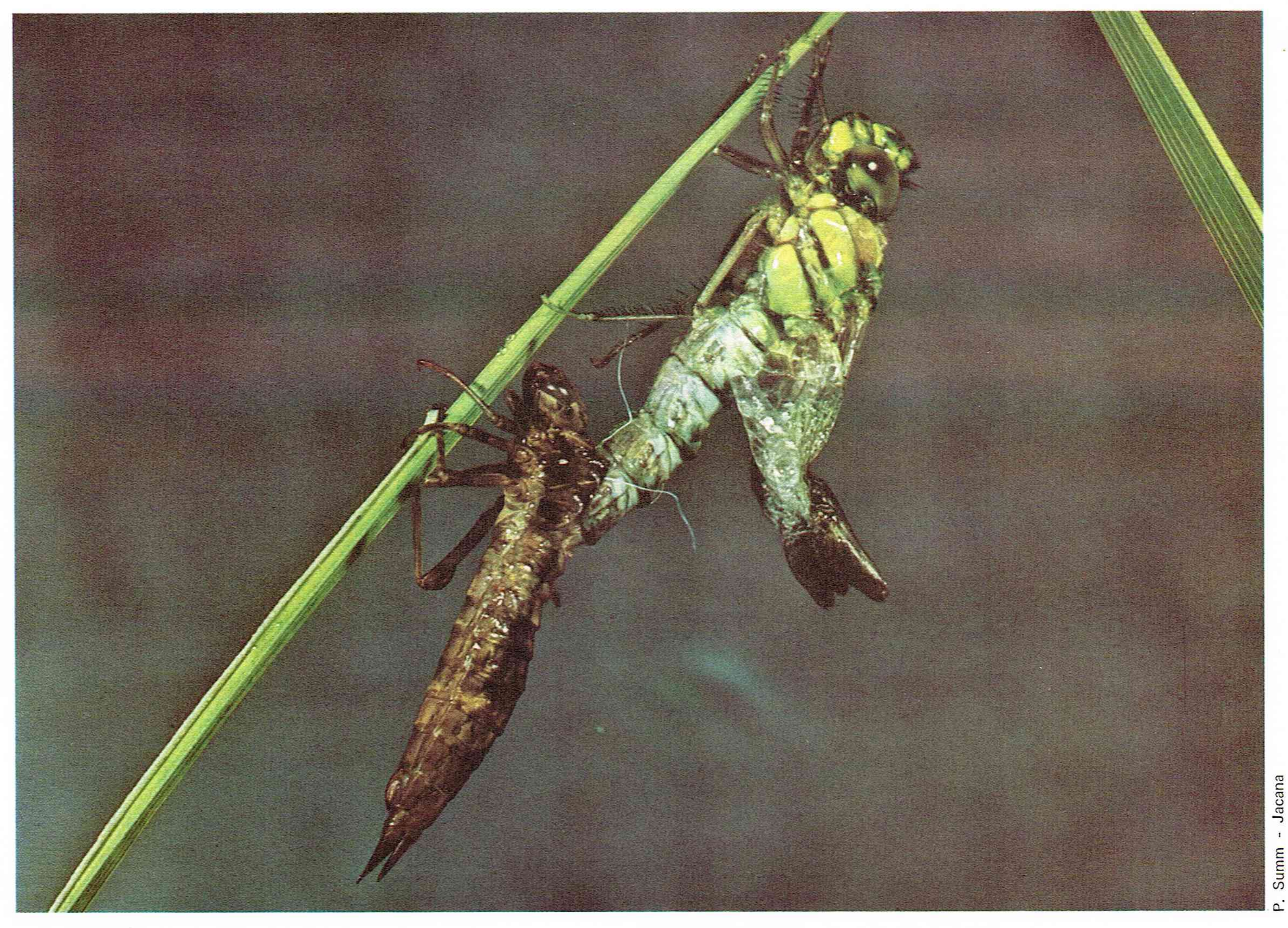
Chez les Hydraires Octocoralliaires, les spicules se forment dans la mésoglée au fur et à mesure que les polypes se développent. Les spicules, isolés au début, sont par la suite agglomérés en masse grâce aux scléroprotéines (gorgonines) qui les entourent. Chez certains (corail rouge), le squelette ainsi formé est rendu encore plus dur par des dépôts de carbonate de calcium qui bouchent les trous entre les spicules.

Chez les Échinodermes, il y a une croissance continue des spicules et des plaques spongieuses. Le dépôt de calcite se fait à leur périphérie, où se maintiennent toujours des tissus organiques. Chez les Échinides, on a observé en outre l'apparition de nouvelles plaques au voisinage de la région aborale.

Squelettes externes

La sécrétion de la coquille des Mollusques est continue. Le périostracum et la couche prismatique sont sécrétés par les rebords du manteau. La couche de nacre, produite par toute la surface du manteau, se forme secondairement.

Les Nématodes ont une croissance irrégulière, car leur cuticule n'est pas indéfiniment extensible et ils doivent muer. Il faut souligner que leur taille augmente pendant les intermues et que leur croissance s'arrête au moment



P. Summ - Jacana

▲ *La croissance des Arthropodes s'effectue par mues successives; chez les Insectes, ici deux spécimens d'*Aeschna cyanea *(Odonates), elle s'arrête quand l'animal est devenu adulte (sexuellement mûr).*

de la mue. La croissance pendant les intermues est possible grâce à l'élasticité que présente la cuticule. Le déterminisme de la mue n'est pas connu. On a toutefois pu montrer que le taux de leucine-aminopeptidase présent dans le liquide de mue (qui se trouve, au début de celle-ci, entre la vieille cuticule et la nouvelle) est directement influencé par les neurosécrétions qui apparaissent dans les ganglions céphaliques. Cette enzyme joue un rôle important dans la digestion de la vieille cuticule.

La croissance des Arthropodes s'effectue par mues successives. Chez les Insectes, elle s'arrête quand l'animal est devenu adulte (sexuellement mûr), alors que chez les Crustacés, elle continue après la maturité sexuelle; il est possible d'observer des mues chez les adultes.

Chez les Crustacés, la mue se déroule en plusieurs étapes :

— *Proecdysis :* l'épiderme se sépare de la cuticule; un liquide (liquide de mue) riche en protéases et en chitinases (enzymes protéolytiques) apparaît dans l'espace ainsi créé; il dissout progressivement toute la partie de la vieille cuticule qui correspond à l'endocuticule, remettant ainsi en solution les sels de calcium qui l'imprègnent (le taux sanguin de calcium augmente chez l'animal). Pendant ce temps, les cellules épidermiques se sont divisées, tout en commençant à sécréter la nouvelle cuticule (la première couche qui apparaît est celle de cuticuline, laquelle, plus tard, se trouvera à la base de l'épicuticule). A la fin de ce stade, l'épithélium est tout plissé et la nouvelle cuticule est à peu près synthétisée.

— *Ecdysis :* l'animal se gonfle d'eau de façon à tendre l'épithélium qui supporte la nouvelle cuticule. la vieille carapace casse suivant des lignes de ruptures prédéterminées (séparation entre le thorax et l'abdomen chez les crabes). L'animal sort de son exuvie par l'arrière.

— *Metecdysis :* le Crustacé est toujours mou et continue à se gonfler d'eau. La carapace s'imprègne de calcaire.

L'animal ne se nourrit pas pendant tout le temps que dure la mue; il se terre dans des anfractuosités de rocher pour échapper aux prédateurs.

Le phénomène de mue est sous la dépendance de facteurs endocriniens. L'organe X des Crustacés produit une neurohormone qui est stockée dans la glande du sinus. Pendant les intermues, cette neurohormone est libérée dans la cavité générale et inhibe l'organe Y responsable de la production de l'hormone de mue *(crustecdysone)*. A la mue, le taux de neurohormone libérée diminue et l'organe Y retrouve son activité.

Chez les Insectes les mues répondent aux mêmes caractéristiques. Il faut noter cependant que ces animaux se gonflent d'air au moment de l'ecdysis et que le durcissement de leur cuticule n'est pas causé par une imprégnation de sels calcaires mais par le tannage des protéines. Il existe aussi un contrôle endocrine de la mue, un peu différent de celui qui existe chez les Crustacés. La neurohormone libérée par les *corpora cardiaca* n'inhibe pas la glande de mue (glande prothoracique qui fournit l'ecdysone) mais l'excite au moment de la mue.

Les développements des Crustacés et des Insectes, bien que très semblables dans les grandes lignes, sont très différents. Chez les premiers, les mues ont toujours la même valeur, alors que chez les seconds, il existe des mues larvaires, des mues nymphales et des mues imaginales. L'apparition de telle ou telle mue est sous la dépendance d'une deuxième hormone, l'hormone juvénile, sécrétée par les *corpara allata*. La présence de celle-ci dans la cavité générale conditionne l'apparition des mues larvaires; la diminution de son taux fait apparaître la mue imaginale.

LE TUBE DIGESTIF ET SES DÉRIVÉS CHEZ LES VERTÉBRÉS

Le tube digestif, long tube plus ou moins contourné, s'étend de la bouche à l'anus. Il comprend cinq segments spécialisés : la bouche, le pharynx, l'œsophage, l'estomac et l'intestin. A ce tube sont annexées différentes glandes qui se développent à l'extérieur de sa paroi mais déversent leur sécrétion dans la lumière par des canaux excréteurs : ce sont les glandes salivaires, le foie et le pancréas. L'appareil digestif, formé du tube digestif et de ces glandes, assure la digestion des aliments.

Les besoins de l'organisme chez l'homme sont d'environ 3 000 kcal/24 h. La dépense d'énergie est continue et ne tombe jamais en dessous de 70 kcal/h, même pendant le sommeil nocturne. Ainsi, il apparaît que si l'homme fait trois repas par 24 heures, de 1 000 kcal chacun et d'une durée moyenne de 20 minutes, le jeûne dure 23 heures sur 24. En fait, le tube digestif dispose d'un mécanisme réglant le temps d'écoulement des ingesta ; l'élément régulateur essentiel de ce débit est l'estomac qui ne se vide, chez l'homme, qu'en quatre à six heures selon la nature des ingesta. Le jeûne est donc réduit à moins de douze heures. Les Oiseaux disposent du jabot, les Ruminants du rumen, véritables réservoirs qui assurent un apport énergétique presque continu, en dépit d'une alimentation de courte durée. Les ingesta progressent le long du tube digestif grâce à son péristaltisme.

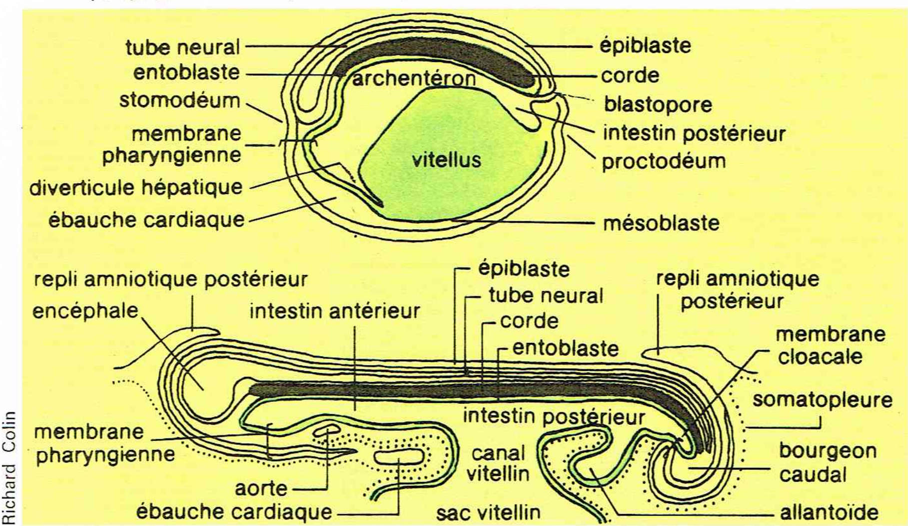
Au cours de la digestion, les aliments perdent leurs caractères de spécificité ; ils sont ramenés à leurs éléments constitutifs simples par une hydrolyse enzymatique de leurs molécules complexes. D'aliments ils deviennent des *nutriments* (oses, monoglycérides, acides gras, glycérol, acides aminés, nucléosides...), qui sont absorbables. Cette absorption se fait au niveau de l'intestin grêle, grâce à une énorme surface de contact avec la paroi intestinale (40 m² chez l'homme). Pour donner une idée de l'importance du courant de liquide traversant la muqueuse intestinale de la lumière vers le milieu intérieur, observons que, si environ 11 litres d'eau (aliments, salive, bile, « sucs ») transitent dans la lumière, 100 ml seulement sont éliminés par les fèces.

Les sécrétions digestives et les mouvements du tube digestif sont coordonnés et forment un tout. Un mécanisme de régulation très complexe réalise l'intégration de ces deux activités.

Embryologie et développement

Sur presque toute son étendue, le tube digestif s'ébauche à partir de l'entoblaste. Aux extrémités de cet intestin primitif, ou *archentéron,* s'associent des invaginations épiblastiques en continuité avec l'épiderme de la peau : le *stomodéum* en avant et le *proctodéum* en arrière. Très vite, les limites entre les deux types d'épithélium s'effacent dans la bouche et le cloaque. Un manchon mésoblastique donne ensuite naissance aux deux tuniques concentriques qui entourent l'épithélium entoblastique : la première, conjonctive, forme avec l'épithélium la *muqueuse ;* la seconde constitue la *musculeuse.*

▼ A. Coupe sagittale schématique d'un embryon de grenouille (Amphibiens) en fin de neurulation (d'après Beaumont modifié d'Huettner). B. Coupe sagittale d'un embryon de poulet montrant la formation de l'intestin (d'après Beaumont).



Richard Colin

Formation de l'archentéron

La formation de l'archentéron diffère selon le mode de segmentation de l'œuf.

Pour les **œufs hétérolécithes,** à segmentation totale (lamproies, Chondrostéens, Holostéens, Dipneustes, Amphibiens), l'intestin primitif est mis en place par invagination d'un territoire externe à l'origine. L'entoblaste, qui entoure la cavité formée, ouverte à l'arrière au niveau du blastopore (futur anus), vient s'accoler à l'avant à l'épiblaste du stomodéum pour constituer avec lui la membrane pharyngienne, laquelle se résorbera ensuite. Les réserves vitellines utilisées au cours du développement sont donc internes aux cellules entoblastiques ventrales.

Dans les **œufs télolécithes,** à segmentation partielle, (myxines, Chondrichthyens, Téléostéens, Reptiles, Oiseaux, Mammifères Monotrèmes), la gastrulation met en place l'entoblaste, sous forme d'une lame qui repose sur le vitellus indivis. Le feuillet entoblastique recouvre progressivement tout le vitellus. L'embryon, qui se soulève et s'isole peu à peu du sac vitellin ainsi formé, entraîne l'entoblaste dorsal. L'archentéron ainsi ouvert sur le sac vitellin est fermé aux deux extrémités. L'extrémité antérieure accolée à l'épiblaste stomodéal donne la membrane pharyngienne ; l'extrémité postérieure accolée à l'épithélium proctodéal donne la membrane cloacale. Les réserves vitellines extracellulaires sont utilisées progressivement, le sac vitellin disparaît, l'intestin se ferme ventralement.

On observe le même type de développement pour les **œufs alécithes** à segmentation totale (Mammifères Marsupiaux et Euthériens). L'absence de vitellus est secondaire et l'entoblaste entoure une cavité dépourvue de réserves, le *lécithocœle.*

Formation de la bouche et du cloaque

Le stomodéum correspond à l'invagination épiblastique, au fond de laquelle se trouve la membrane pharyngienne. Sauf chez les Cyclostomes et les Dipneustes, il est trop peu profond pour constituer la cavité buccale, qui s'agrandit alors grâce à la poussée, puis à la fusion de bourgeons faciaux, lesquels bordent le stomodéum et formeront également les lèvres et le nez. On trouve très généralement deux bourgeons maxillaires, deux bourgeons mandibulaires dans lesquels se développent les mâchoires secondaires, un bourgeon frontal, médian, flanqué de deux bourgeons nasaux médians et latéraux. Après disparition de la membrane pharyngienne, il est difficile de préciser ce qui, dans la bouche, revient à l'épi- ou à l'entoblaste ; il est alors préférable de parler de *cavité bucco-pharyngée.*

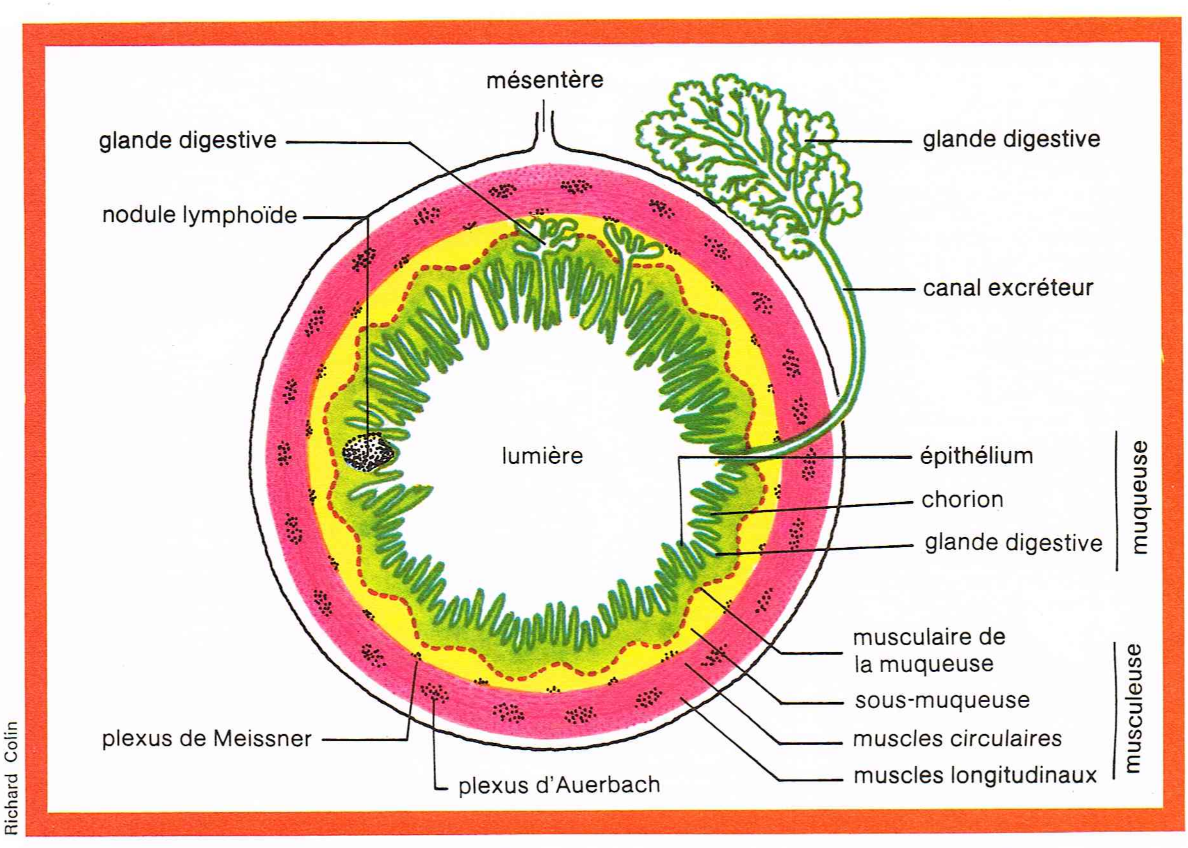
L'invagination épiblastique postérieure, ou proctodéum, au fond de laquelle se situe la membrane cloacale, ou orifice blastoporal, participe à la formation du cloaque.

Structure histologique du tube digestif

— La *tunique muqueuse* est constituée de l'épithélium entoblastique, doublé du chorion conjonctif.

● L'*épithélium* différencie des cellules glandulaires muqueuses ou séreuses et des cellules absorbantes. Les cellules muqueuses, réparties sur toute la longueur du tube digestif, sécrètent du mucus qui protège la muqueuse et facilite le transport des aliments. Les cellules séreuses, qui sécrètent des enzymes responsables de l'hydrolyse des molécules complexes d'origine alimentaire, sont surtout localisées au niveau gastrique et intestinal. Les cellules glandulaires sont situées également au niveau d'invaginations de l'épithélium, qui peuvent s'enfoncer dans le chorion pour y former des glandes particulières ou même se différencier à l'extérieur de la paroi en glandes volumineuses (glandes salivaires, foie, pancréas). Les cellules absorbantes, limitées à l'épithélium intestinal, différencient un « plateau strié » ; celui-ci consiste en fait en d'innombrables microvillosités qui augmentent la surface de contact avec les nutriments.

● Le *chorion conjonctif* de la muqueuse, qui contient des vaisseaux sanguins et lymphatiques et les glandes provenant des invaginations de l'épithélium, développe deux ou trois fines couches de fibres lisses (musculaire de la muqueuse) qui enveloppent les glandes. La contrac-



◀ ***Structure histologique du tube digestif d'après une coupe transversale (d'après Romer).***

tion de ces fibres assure l'excrétion des glandes. Des amas lymphoïdes peuvent infiltrer la muqueuse à certains niveaux particuliers (follicules clos des Mammifères, bourse de Fabricius des Oiseaux...).

— La *tunique musculeuse* est constituée de fibres lisses disposées en deux manchons : une couche circulaire, interne, et une couche longitudinale, externe. Leur contraction, ou *péristaltisme*, assure la progression des aliments.

— Entre la muqueuse et la tunique musculeuse, une *sous-muqueuse,* formée de tissu conjonctif lâche, permet le jeu des deux plans. Des plexus nerveux peuvent se développer au niveau de cette sous-muqueuse (plexus de Meissner) mais aussi dans la musculeuse (plexus d'Auerbach).

Sur son trajet intracœlomique, c'est-à-dire de l'estomac au rectum, le tube digestif est entouré par la splanchnopleure sous forme d'une tunique séreuse.

La cavité buccale

Chez les Agnathes (Cyclostomes), la bouche, qui se présente comme un entonnoir ouvert à l'extérieur, est la voie d'entrée, passive, du courant d'eau respiratoire et alimentaire. Chez les Gnathostomes, la différenciation des mâchoires mobiles dentées permet la fermeture de la cavité et lui confère un rôle actif dans la préhension des aliments. Chez les Mammifères, la bouche participe au processus digestif par la mastication et éventuellement par l'attaque enzymatique de l'amylase salivaire. Chez tous les Vertébrés, la bouche demeure la voie de passage du courant respiratoire; chez les Amphibiens et les Reptiles, elle participe même activement à la respiration (respiration bucco-pharyngée). Avec l'apparition du palais osseux secondaire, qui repousse le débouché des narines internes, ou choanes, vers l'arrière, s'opère une séparation des voies alimentaire et respiratoire. Chez les Mammifères, cette séparation, presque totale, est en rapport avec le perfectionnement de la mastication.

Les lèvres

Des replis cutanés, les *lèvres,* limitent la cavité buccale, sauf chez les Chéloniens, les Crocodiliens, les Oiseaux, les Monotrèmes. Les lèvres sont séparées de la mâchoire par un sillon, le *vestibule buccal.* Immobiles chez les non-mammaliens, elles se mobilisent chez les Mammifères par pénétration d'une musculature dérivée des muscles faciaux (rôle dans la tétée). Elles enferment de nombreuses terminaisons tactiles. Chez les Mammifères, les lèvres recouvrent l'articulation mandibulaire; les joues se développent.

Associée aux bourgeons nasaux, la lèvre supérieure participe à l'édification de la trompe chez le tapir et l'éléphant. Le vestibule de certains Marsupiaux, Rongeurs (hamster) et Primates émet des évaginations, les bajoues, qui peuvent se fermer par un sphincter et où sont collectés les aliments, repris et mastiqués par la suite.

La voûte palatine

Le plafond buccal, ou palais, des Poissons est une voûte complète bordée par la mâchoire supérieure et recouvrant le palais osseux primaire. A partir des Crossoptérygiens (ancêtres des Tétrapodes et représentés actuellement par le cœlacanthe), la voûte palatine se perce des choanes qui permettent le passage de l'air indépendamment de l'orifice buccal. La choane, dite primaire, d'un Amphibien s'ouvre directement dans la bouche sous l'organe olfactif. Chez les Tétrapodes donc, le courant d'air entre par la narine externe, traverse le sac olfactif et passe dans la cavité buccale par la narine interne, ou choane. Ce courant d'air assume un double rôle, olfactif et respiratoire. Chez l'*Hatteria* (Reptile Rhynchocéphale), des bourrelets de la muqueuse encadrent l'orifice choanal et le prolongent en gouttière vers l'arrière. Chez les Sauriens, la gouttière ainsi formée s'oblitère dans sa portion antérieure, entraînant le recul du débouché choanal; une séparation s'établit entre la choane primaire, percée au plancher du sac nasal, et la choane secondaire, qui débouche plus en arrière dans la cavité buccale. Chez certains Sauriens, comme le varan, une lame squelettique double le bourrelet externe de la gouttière, qui se referme en partie ventralement, formant un conduit naso-palatin vecteur de l'air inspiré. Le palais osseux secondaire qui se forme est plus étendu chez certaines tortues et atteint son développement maximal chez les Crocodiliens. Chez les Oiseaux, l'organisation rappelle celle du varan.

Chez les Mammifères, la formation du canal naso-palatin est la règle. Le palais osseux secondaire se trouve prolongé par un palais membraneux pourvu de muscles, le voile du palais, qui rejette les choanes secondaires au-dessus de la glotte. La muqueuse palatine se hérisse de crêtes transversales, très bien développées chez les

Ongulés et les Carnivores. Elles sont à l'origine des fanons des Cétacés sans dents, ou Mysticètes (baleines) ; les fanons sont des lames kératinisées, disposées en deux rangées longitudinales séparées par une crête palatine médiane. Chaque rangée compte plusieurs milliers de fanons, chacun pouvant atteindre 3 mètres. Leur bord externe est lisse, leur bord interne effiloché en filaments qui s'entremêlent et réalisent, contre la langue en saillie sur le plancher buccal, un filtre alimentaire. Pour se nourrir, la baleine remplit d'eau sa cavité buccale, puis, bouche fermée, se servant de sa langue comme d'un piston, elle expulse l'eau à travers ses fanons, qui retiennent le plancton.

L'organe olfactif buccal de Jacobson (qui a pour fonction la perception des stimuli olfactifs issus des aliments), absent chez les Poissons et les Oiseaux, reste chez les Amphibiens en relation avec l'organe olfactif dont il est issu. Il s'en isole totalement chez les Squamates et chez quelques Mammifères. Il s'ouvre au plafond buccal par une fente en continuité avec la choane chez les Amphibiens, par deux orifices en avant des choanes chez les Squamates et les Mammifères (Ruminants, Rongeurs).

Chez les Mammifères, une aire muqueuse, infiltrée de lymphocytes, bourrée de nodules lymphoïdes saillants, se différencie entre deux replis de la membrane buccale (la ligne d'insertion de la langue et la ligne d'insertion du voile du palais) : c'est l'*amygdale palatine paire*. Dans les autres classes, les amygdales sont plus simples et plus postérieures (amygdales pharyngiennes).

La langue

Sur la région des copules hyoïdienne et branchiales des Poissons, la muqueuse et le tissu sous-cutané s'épaississent en une pseudo-langue sans mobilité autonome. Chez les Tétrapodes, cette portion copulaire ne formera que la racine de la langue définitive. En avant de l'ébauche de cette racine, et séparés d'elle par l'invagination thyroïdienne, des bourgeons linguaux central et latéraux se développent et donnent la portion la plus importante de la langue, la portion précopulaire. Cette portion est envahie par la musculature hypobranchiale, issue des premiers somites du tronc incorporés au neurocrâne. La partie inférieure de l'arc hyoïde et des arcs branchiaux, après la disparition des branchies, constitue l'appareil hyoïdien, ou squelette lingual. L'innervation sensitive de la muqueuse linguale est assurée par le nerf facial (VII) et le glossopharyngien (IX), c'est-à-dire par les nerfs segmentaires en place. L'innervation motrice de la musculature est assurée par l'hypoglosse (XII), ce qui est normal puisqu'elle provient des segments occipitaux et envahit secondairement le plancher buccal.

L'organe musculaire que constitue la langue permet la préhension et le brassage des aliments dans la bouche. Chez les Tétrapodes à régime insectivore, elle devient protractile et aide à la capture des proies à distance. Chez les grenouilles et les crapauds, la langue, insérée en avant, se rabat sur la proie grâce au remplissage d'un sac lymphatique basal. Chez les caméléons, les pics, les échidnés, chez certains tatous, certaines chauves-souris, pangolins et fourmiliers, des dispositifs musculaires variés assurent la protrusion.

La langue peut, en outre, se transformer en organe sensoriel gustatif (chez les Mammifères), tactile (chez les crocodiles, les pics, les fourmiliers). Chez les Sauriens et les Ophidiens, la langue bifide, qui se rétracte dans une gaine, sert d'organe collecteur de particules odorantes, par ses mouvements de va-et-vient rapides et incessants : ces particules sont amenées au contact de l'épithélium sensoriel des organes de Jacobson.

Les dents

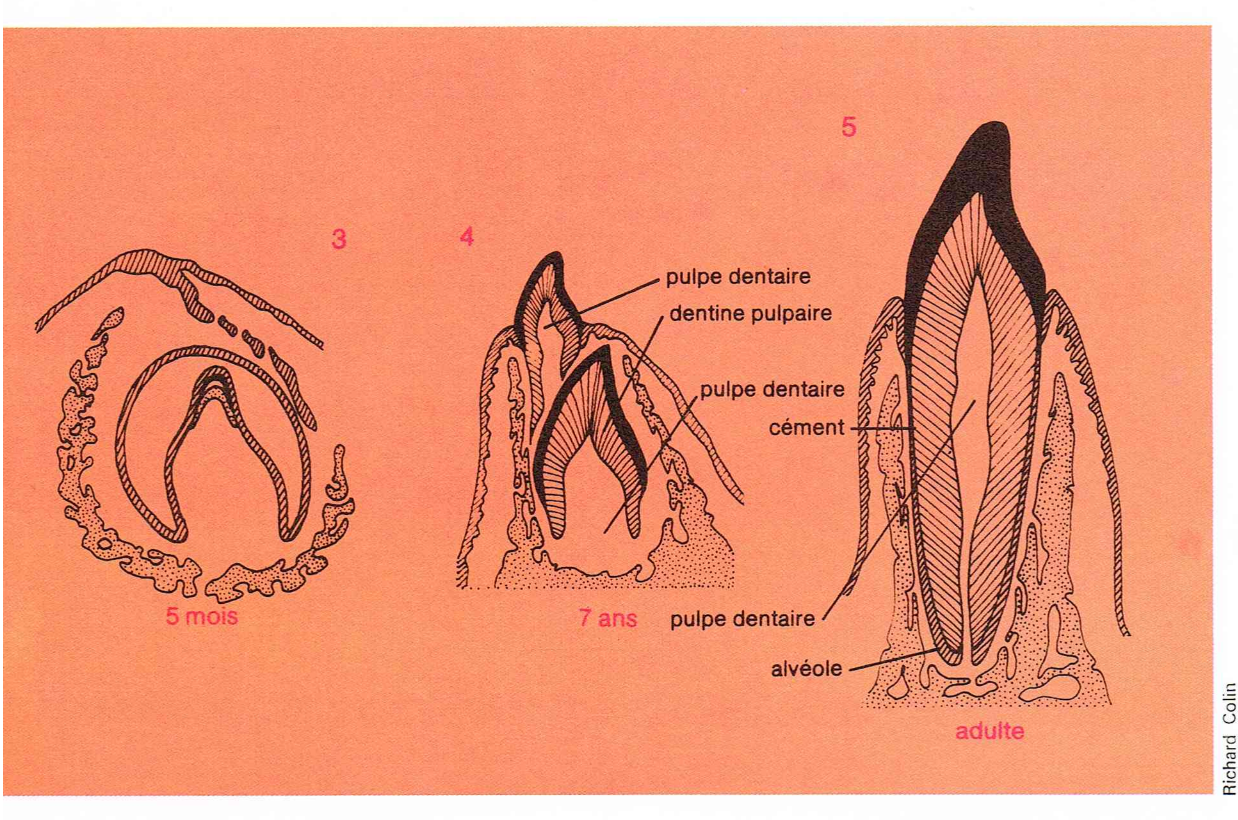
Les dents sont des formations dures servant à la préhension, à la rétention et à la mastication des aliments. En fait, cette définition est également valable pour les odontoïdes, simples formations cornées au sommet de papilles dermiques jouant le rôle des dents à l'entrée du tube digestif (notamment chez la lamproie). Seul le mode de formation des dents, caractéristique, permet de les distinguer.

L'ébauche de toutes les dents de Vertébrés a la forme d'une cloche comportant l'*organe adamantin épithélial*, à l'origine de l'émail (qui peut faire défaut), et une *papille dermique*, à l'origine de la dentine (ivoire).

Sauf chez les Sélaciens et les Téléostéens, les organes adamantins se différencient à partir de bourgeons épithéliaux apparus sur le bord interne des lames dentaires, simples épaississements de l'épithélium buccal qui s'enfoncent obliquement dans le mésenchyme des futures mâchoires. L'organe adamantin, d'abord homogène et plein, s'accroît et sa région centrale se dissocie pour donner la pulpe adamantine à cellules étoilées. Si l'émail ne se développe pas, la pulpe manque. Chaque lame dentaire prolifère et forme une lame dentaire de remplacement, différenciant de nouveaux bourgeons épithéliaux. Ceux-ci ne se différencieront que beaucoup plus tard (dents de remplacement). Dès que ces nouveaux bourgeons sont formés, la lame dentaire se morcèle et le mésenchyme s'organise au contact de l'organe adamantin en un sac fibreux, le sac dentaire. Au contact de l'épithélium interne de l'organe adamantin, les cellules superficielles de la papille dermique se différencient en *odontoblastes,* qui, le plus souvent, se disposent en une couche épithéliale. Chaque odontoblaste émet un prolongement vers l'épithélium adamantin et sécrète de la *prédentine,* qui se calcifie en *dentine* (75 % de sels minéraux). L'accroissement en épaisseur de la dentine s'accompagne de l'allongement corrélatif des prolongements des odontoblastes. Pendant ce temps, l'épithélium interne de l'organe adamantin a donné des cellules prismatiques, les *adamantoblastes,* ou *améloblastes,* lesquels, dès que la prédentine se calcifie, sécrètent par leur apex une fine couche d'*émail* (95 % de sels minéraux). Cela correspond à la formation de la couronne de la dent.

La formation de la racine détermine son éruption. Les cellules épithéliales de la base de l'organe adamantin prolifèrent, provoquant la différenciation à leur contact de nouveaux odontoblastes, qui édifient un anneau de dentine à l'origine de la racine. L'allongement de l'anneau provoque le soulèvement de la dent, puis son éruption.

La dent achevée est essentiellement constituée par la dentine, souvent revêtue d'émail sur sa couronne. Chez certains Reptiles (Crocodiliens) et chez tous les Mammifères, la ou les racines se recouvrent de cément. Celui-ci couvre également la couronne chez certains Mammifères. De composition voisine du tissu osseux (65 % de sels minéraux), il provient de la sécrétion de cellules mésenchymateuses de la partie profonde du sac dentaire, cellules différenciées en cémentocytes au contact de la dentine. Comme les ostéoblastes, les cémentocytes restent inclus dans la substance qu'ils ont déposée. Ce qui reste de la papille dermique embryonnaire se trans-



◀ ***Genèse d'une incisive inférieure de lait et de l'incisive définitive chez l'homme (d'après Beaumont et Ham).***

forme en pulpe, enfermée dans la cavité pulpaire; des nerfs et des vaisseaux la pénètrent en passant par l'orifice inférieur de la racine. Inactive pour les dents à croissance limitée, la pulpe sécrète dans les dents à croissance prolongée de la dentine secondaire qui comble peu à peu la cavité pulpaire.

Si, comme chez les non-mammaliens, il y a plusieurs arcades dentaires concentriques, chacune d'elles possède en continuité avec l'épithélium buccal sa lame dentaire propre, qui développe une lame dentaire de remplacement pour la génération dentaire suivante et ainsi de suite. Une génération dentaire chasse l'autre, les ostéoclastes assurant la résorption des racines des dents remplacées. Pour la croissance, le remplacement, le nombre et la forme des dents, se reporter au chapitre sur le squelette.

Les glandes buccales

L'épithélium buccal des Vertébrés inférieurs aquatiques contient de nombreuses cellules muqueuses, mais aussi séreuses. La lamproie adulte, carnassière, vivant en ectoparasite d'Ostéichthyens, possède en plus une paire de glandes anticoagulantes qui s'ouvrent dans la cavité buccale. Leur sécrétion, en s'opposant à la coagulation du sang, assure l'écoulement en un flot continu du sang de la victime. Quelques raies, comme la pastenague, possèdent également des glandes pluricellulaires.

L'existence de glandes buccales devient constante chez les Tétrapodes, ce qui n'exclut pas la persistance de cellules isolées chez les Amphibiens et les Reptiles. Des cellules se concentrent dans des cryptes, elles-mêmes groupées en un champ. Le fond des cryptes devient exclusivement glandulaire; le champ entier se libère de l'épithélium, s'enfonce dans le chorion et devient une glande à plusieurs ouvertures *(polystomatique)* ou à canal excréteur unique *(monostomatique)*. La plupart de ces glandes sont muqueuses; toutefois, chez les Reptiles, se développent des glandes séreuses sécrétrices d'enzymes qui en font des glandes à venin, tandis que chez quelques Oiseaux granivores et chez les Mammifères elles peuvent sécréter une enzyme digestive, l'amylase.

Les glandes venimeuses des Reptiles

La bouche des Reptiles est très riche en glandes muqueuses, séreuses et mixtes. Les glandes séreuses du pourtour de la bouche, les glandes labiales, peuvent se différencier en glandes à venin.

Les hélodermes, seuls Sauriens venimeux (ils vivent dans l'Arizona, au Nouveau-Mexique, et au Mexique occidental), expulsent par cinq ou six canaux évacuateurs la sécrétion de deux glandes venimeuses, situées de chaque côté de la mandibule. Le venin s'écoule le long des dents mandibulaires, qui ne présentent aucune particularité en rapport avec l'inoculation du venin. Les hélodermes mordent avec une extrême virulence et ne desserrent plus les mâchoires. La morsure, souvent mortelle pour l'homme, provoque des accidents d'ordre cardiaque, respiratoire et hémorragique.

Les glandes venimeuses des Ophidiens sont considérées comme des glandes supérieures labiales modifiées. Selon l'appareil inoculateur du venin, on a divisé ces animaux en quatre groupes :

— Les *aglyphes,* dont les glandes ne se mettent pas en rapport avec les dents spécialisées; le venin se mêle aux autres sécrétions, et la proie ne peut en subir l'action qu'après avoir été mâchée et déchirée; les couleuvres, les boas, les anacondas et les pythons sont considérés comme non venimeux, tout au moins pour l'homme.

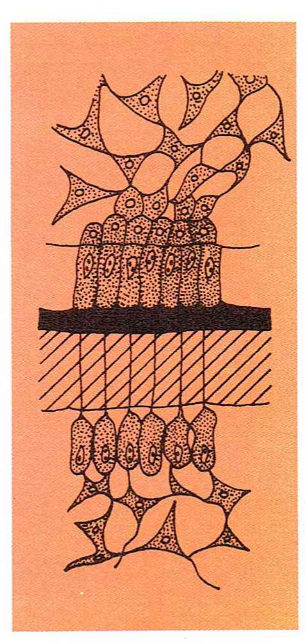
— Les *opisthoglyphes,* qui portent leurs dents venimeuses sur l'arrière du maxillaire supérieur; l'inoculation du venin ne peut se faire que sur une proie déjà fortement engagée dans la gueule; ils sont donc peu dangereux pour l'homme; la couleuvre de Montpellier, commune dans la zone de l'olivier, en est le seul représentant européen.

— Les *protéroglyphes,* qui portent des dents venimeuses canaliculées sur l'avant du maxillaire supérieur, dont la position ne change pas durant la morsure; la compression de la glande venimeuse par le muscle temporal permet l'expulsion d'un venin extrêmement toxique; la morsure des najas, des cobras, des mambas, etc., est le plus souvent mortelle.

— Les *solénoglyphes,* ou *Vipéridés,* qui ne possèdent plus qu'un seul crochet venimeux canaliculé par maxillaire; celui-ci pivote vers l'avant lors de l'attaque; toute une partie du muscle temporal passe au service de la glande et en assure l'évacuation lors de la morsure (« compresseur »).

Les venins sont des mélanges de substances dont chacune possède sa toxicité propre. Ces substances sont soit des enzymes, soit des toxines. On distingue : des neurotoxines, lésant les centres nerveux (perturbations cardiaques et respiratoires, paralysies) ; des hémorragines, altérant l'endothélium des vaisseaux sanguins; des hémolysines, qui font éclater les globules rouges (accidents respiratoires et allergiques) ; diverses enzymes, dont une coaguline, qui complètent l'action des toxines. La composition des venins des différentes espèces est encore

▼ ***Représentation schématique de la jonction émail-dentine dans une dent en formation (d'après Beaumont).***



mal connue ; l'extrême gravité de la morsure des Vipéridés semble due surtout à la grande abondance des hémorragines.

Les glandes salivaires des Mammifères

De très nombreuses petites glandes débouchent dans la cavité buccale des Mammifères ; les formations les plus caractéristiques sont cependant les grosses glandes salivaires, généralement monostomatiques, muqueuses, séreuses ou mixtes, dont les caractéristiques varient beaucoup d'une espèce à l'autre. Chez l'homme, on distingue :

— Les *glandes parotides séreuses,* dont le canal excréteur de Sténon débouche au niveau de la deuxième molaire supérieure.

— Les *glandes sous-maxillaires et sublinguales mixtes ;* les sous-maxillaires (canal de Wharton), surtout séreuses, les sublinguales (canal de Bartholin), surtout muqueuses ; certains acini sont alors mixtes et les cellules séreuses se regroupent en petits amas (les croissants de Gianuzzi).

Les acini et les canaux de ces glandes sont plongés dans un stroma conjonctivo-vasculaire qui donne support à de riches plexus nerveux. Les cellules ganglionnaires sympathiques de ces plexus donnent des fibres vasomotrices ou excito-sécrétoires en rapport avec les cellules glandulaires.

La salive est un liquide incolore, mélange des sécrétions des trois glandes plus ou moins visqueux selon les conditions de sa formation. Elle a un pH voisin de la neutralité et contient plus de 99 % d'eau, des sels minéraux, de la mucine et une enzyme amylolytique, l'*amylase salivaire,* dont la présence est inconstante chez les Mammifères. La quantité sécrétée en 24 heures atteint 0,8 à 1,5 l chez l'homme, 40 à 45 l chez le cheval, plus de 50 l chez les bovins. L'arrivée de salive dans la bouche est continue, mais varie beaucoup en fonction de la prise de nourriture. L'activité sécrétoire est adaptée aux caractères physiques des aliments : chez un cheval, 500 g de fourrage vert reçoivent 350 g de salive, alors que 500 g de foin en reçoivent 2 500 g.

La sécrétion salivaire est soumise à l'hégémonie nerveuse : l'énervation des glandes abolit leur activité. La sécrétion est réflexe : les mouvements des mâchoires, la mobilisation de corps étrangers dans la bouche, la mastication, le contact des muqueuses buccale et linguale avec des produits pulvérulents insipides, des aliments sapides, des produits acides ou amers déclenchent une salivation qui s'adapte qualitativement et quantitativement aux circonstances de sa provocation. Les voies afférentes du réflexe salivaire sont les nerfs du goût (nerfs lingual, glossopharyngien, corde du tympan) ou diverses branches du trijumeau (nerf maxillaire...). Le réflexe conditionné salivaire fut mis en évidence par Pavlov dès 1897 (sécrétion psychique). La vue ou l'odeur de la viande ou du pain suscitent la sécrétion salivaire chez un sujet à jeun ; la représentation mentale, le souvenir d'un mets agréable font venir « l'eau à la bouche ».

La salive facilite la mastication et la déglutition, solubilise les matières alimentaires et les met au contact des bourgeons du goût, exerce une action digestive sur les glucides lorsqu'elle contient l'amylase salivaire, lubrifie les muqueuses buccale et linguale, facilitant ainsi l'élocution.

Le pharynx

Du point de vue embryologique, le pharynx est le segment antérieur du tube digestif dont l'épithélium est d'origine entoblastique. Cet épithélium, chez tous les embryons de Vertébrés, s'évagine entre les arcs viscéraux du splanchnocrâne en poches viscérales. Celles-ci peuvent s'ouvrir à l'extérieur et se recouvrir de branchies. Le pharynx peut alors, comme c'est le cas chez les Agnathes, créer un courant d'eau à double fonction, respiratoire et nutritive (nutrition microphagique). Avec l'acquisition de mâchoires préhensiles, (chez les Gnathostomes), la fonction nutritive disparaît, et, chez les Poissons et les larves d'Amphibiens, la fonction respiratoire s'accommode d'un volume pharyngien plus réduit. Cette seconde fonction disparaît à son tour chez les Vertébrés terrestres, où le pharynx devient vestigial, bourgeonne l'appareil pulmonaire et sert de voie de transit à l'air inspiré et expiré. Cette régression anatomique s'accompagne du développement de dérivés, détachés de l'épithélium pharyngien et différenciés en glandes endocrines : les parathyroïdes, le thymus et le corps ultimobranchial à partir de l'épithélium des poches viscérales, la thyroïde à partir de celui du plancher ventral.

Le pharynx des Agnathes

Le développement du pharynx est maximal chez les Agnathes fossiles ; certains Ostracodermes possèdent jusqu'à quinze paires de poches viscérales. Chez ces formes microphages et limicoles, le pharynx est utilisé comme un énorme filtre alimentaire.

Ces caractères se retrouvent chez les larves des lamproies actuelles (ammocètes) qui vivent dans la vase des rivières ou des ruisseaux ; elles se nourrissent des Bactéries, des Algues microscopiques et des Protozoaires qu'elles amènent dans la cavité buccale en provoquant un courant d'eau par des mouvements rythmiques de la corbeille branchiale et des battements rapides du velum (repli transverse du pharynx, en avant de la première poche). Les particules alimentaires sont enrobées de mucus sécrété par l'épithélium pharyngien, en particulier par le sac hypobranchial, et dirigées vers l'œsophage par le jeu des cellules ciliées (gouttière épipharyngienne). A la métamorphose, le pharynx se coupe de l'intestin qui lui fait suite et devient un cul-de-sac, l'*aqueduc.* Un bourgeon pharyngien antérieur et dorsal se développe en œsophage, lequel s'abouche à l'intestin. Chez l'adulte carnassier et hématophage, les poches branchiales aspirent et refoulent l'eau, qui entre et ressort par les orifices externes. L'aqueduc n'a plus qu'un rôle respiratoire.

Chez les myxines, à développement direct et mœurs carnassières, les poches branchiales, au nombre de six à treize paires, n'ont qu'un rôle respiratoire. Le courant d'eau créé par les battements du velum entre par l'orifice naso-hypophysaire ; les poches restent passives.

Le pharynx des Poissons

Le pharynx des Poissons n'a plus qu'un rôle respiratoire mais peut, dans quelques cas isolés, retrouver une fonction alimentaire.

Chez certains Téléostéens, l'épithélium pharyngien développe des dents, dites pharyngiennes, qui se soudent aux formations squelettiques des arcs branchiaux correspondants. Celles-ci forment alors les os pharyngiens supérieurs (pharyngo-branchiaux du 4e arc) ou inférieurs (cérato-branchiaux du 5e arc), qui peuvent porter chacun de quatre à dix dents sur une à trois rangées. Un système musculaire complexe assure la mobilité de ces os et le broyage des aliments. Les dents pharyngiennes sont très développées chez les Cyprinoïdes herbivores (la carpe, la tanche, le gardon...) et les Labroïdes, herbivores (labres) ou brouteurs de récifs coralliens (perroquets de mer), chez lesquels les os pharyngiens inférieurs se soudent en une puissante plaque dentée.

Les requins-pèlerins, planctonophages, réutilisent leur pharynx comme filtre alimentaire grâce aux branchitecnies très développées que portent les arcs branchiaux.

Le pharynx des Tétrapodes

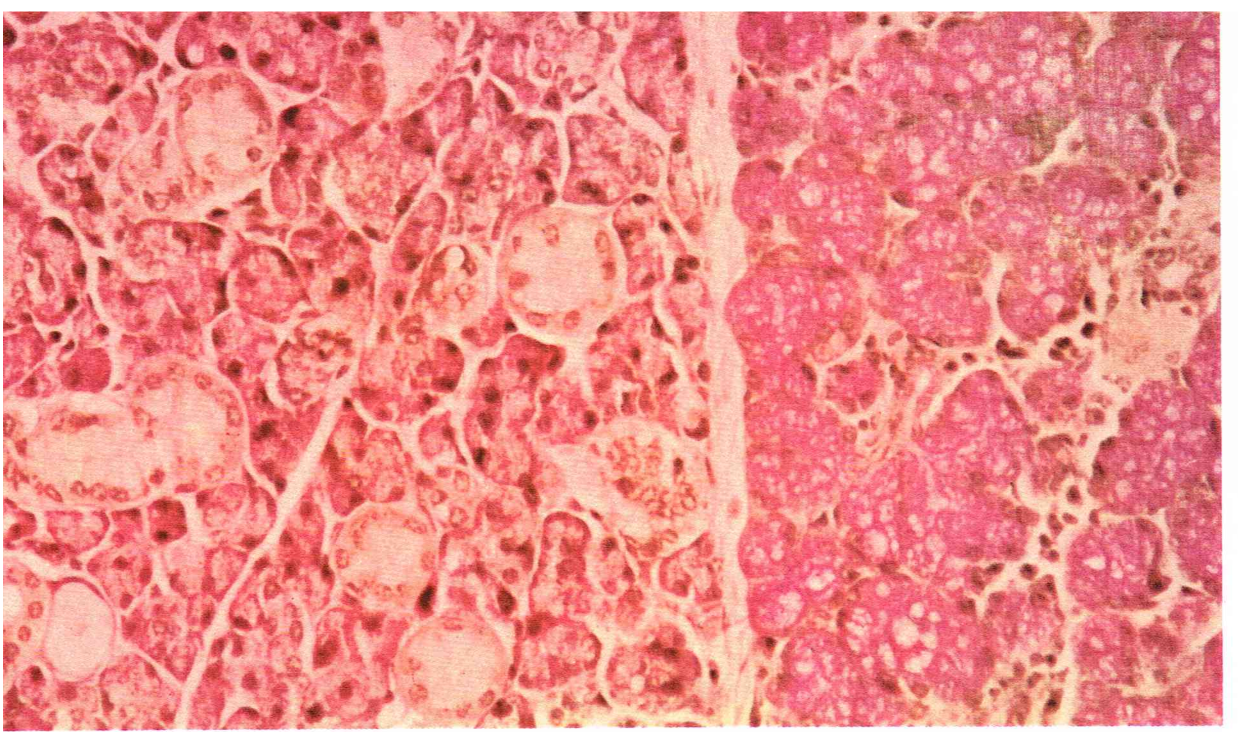
Chez les larves d'Amphibiens, trois paires de fentes branchiales se percent (chez les Urodèles), quatre (chez les Anoures). Ces fentes n'ont de fonction respiratoire que chez les Anoures. A la métamorphose, elles se ferment et le pharynx régresse.

Si chez tous les embryons d'Amniotes les poches branchiales se forment, chez les Reptiles et les Oiseaux seules les deux ou trois premières se percent temporairement. Elles ne portent jamais de branchies. Un bourgeon impair médian de l'épithélium donne l'appareil pulmonaire, qui reste en communication avec le pharynx par la glotte. La poche spiraculaire (hyoïdienne) est annexée par les formations de l'oreille moyenne, dont elle constitue la cavité. Celle-ci conserve sa communication avec le pharynx par la trompe d'Eustache. Chez les Mammifères, au maximum de sa régression, le pharynx n'est donc plus que le carrefour des voies digestive et respiratoire.

Les dérivés pharyngiens

La thyroïde

Il semble démontré que la thyroïde est l'homologue de l'endostyle des Procordés et du sac hypobranchial des Ammocètes. Chez ces derniers, le sac hypobranchial est



◀ *Coupe de* glandes salivaires *de Rongeur : à gauche, une section de glande sous-maxillaire met en évidence les acini muqueux et les tubes sécréteurs séreux de cette glande mixte ; à droite, la glande rétrolinguale (sublinguale majeure) exclusivement muqueuse. Entre les acini muqueux, une section de canal excréteur.*

G. Volle - préparation S. Busson-Mabillot



◀ *Coupe de* thyroïde *de Mammifère (cobaye) montrant l'organisation en follicules.*

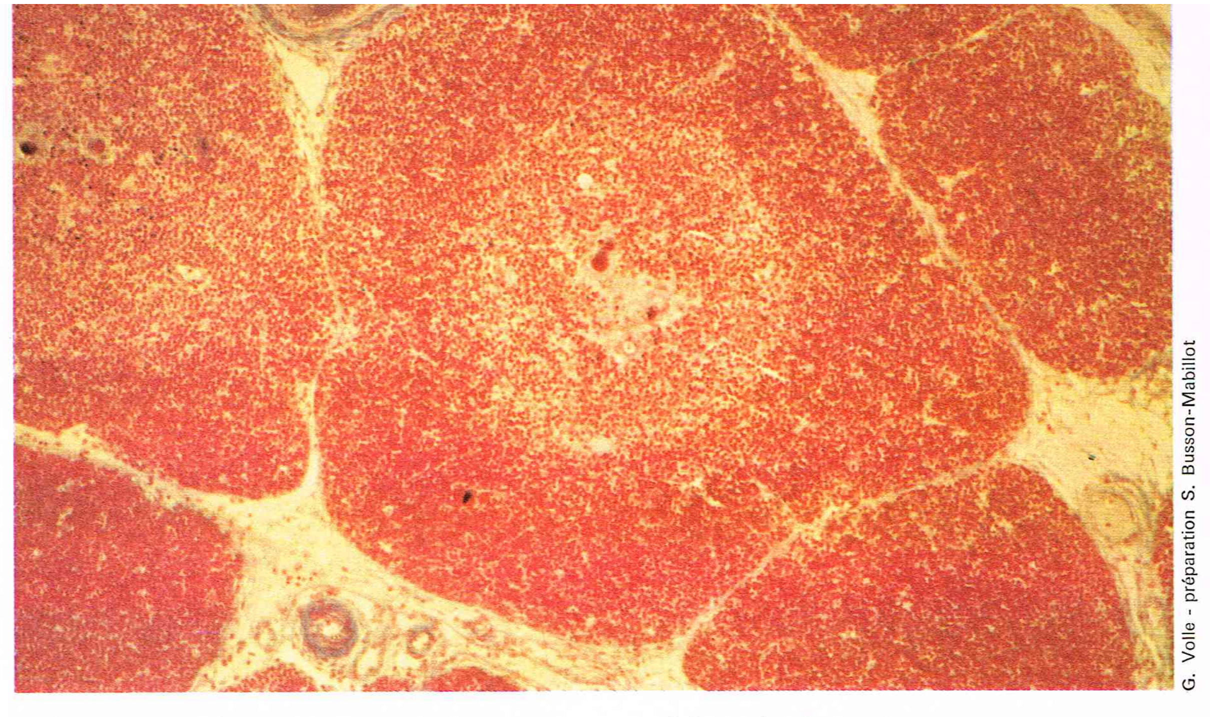
G. Volle

une gouttière pharyngienne ventrale ciliée qui participe au processus de capture des particules alimentaires (sécrétion de mucus, cellules ciliées). Certaines portions de cette gouttière absorbent l'iode, l'incorporant à une mucoprotéine qui gagne le pharynx avec la sécrétion normale du sac. La protéine iodée est sans doute hydrolysée dans l'intestin et les hormones thyroïdiennes ainsi libérées réabsorbées par l'épithélium. A la métamorphose, le sac hypobranchial dégénère mais quelques cellules glandulaires s'organisent en follicules thyroïdiens typiques.

Chez tous les autres Vertébrés, la thyroïde provient d'un bourgeon de l'entoblaste pharyngien ventral antérieur. Ce bourgeon s'isole et ses cellules s'organisent en unités structurales et fonctionnelles, les follicules thyroïdiens. Chaque follicule est limité par un épithélium glandulaire simple entourant une cavité.

Par leur pôle basal, les cellules de l'épithélium fixent l'iodure sanguin qui transite vers le pôle apical où il est oxydé. Dans le même temps, le réticulum endoplasmique et l'appareil de Golgi assurent la synthèse d'une glycoprotéine spécifique, la *thyroglobuline*. Au pôle apical, s'effectue l'iodation de cette globuline sur les radicaux tyrosyl et thyronyl. La thyroglobuline iodée, accumulée dans la cavité centrale du follicule, constitue alors une réserve d'hormones thyroïdiennes (triiodothyronine, tétraiodothyronine ou thyroxine). Les cellules peuvent mobiliser la globuline iodée et en assurer l'hydrolyse enzymatique, libérant les hormones, qui passent alors dans le sang. L'ensemble de ce processus est sous le contrôle d'une hormone hypophysaire, l'hormone thyréostimulante (TSH). L'ablation de l'hypophyse provoque la mise au repos de la thyroïde. Le mécanisme inverse, par lequel le taux d'hormones thyroïdiennes circulantes règle la sécrétion hypophysaire de TSH, demeure très complexe et non résolu.

Chez les homéothermes (Oiseaux, Mammifères), l'action la plus caractéristique des hormones thyroïdiennes réside dans l'élévation de la production d'énergie sous forme thermique et de la consommation d'oxygène des tissus. Ce phénomène serait lié à une action au niveau des mitochondries entraînant une diminution du rendement en ATP, des phosphorylations oxydatives. L'action



▶ *Coupe de* thymus *de Mammifère; les lobules thymiques sont différenciés en zone corticale, dense, riche en lymphocytes, et en zone médullaire claire, où l'on peut noter des corps de Hassall caractéristiques du thymus.*

calorigène des hormones chez les poïkilothermes reste difficile à démontrer. Chez ceux-ci, la mieux connue des fonctions de la thyroïde reste la régulation de la métamorphose des Amphibiens, découverte dès 1912 par Gudernatsch.

Chez les Agnathes et les Téléostéens, les follicules thyroïdiens sont dispersés le long de l'aorte ventrale et des artères branchiales afférentes. Chez les autres Vertébrés, ils restent rassemblés en un organe massif encapsulé, impair (chez les Chondrichthyens et les Reptiles) ou pair (chez les Amphibiens, les Oiseaux et les Mammifères).

Le thymus

Le thymus est constitué par un réseau de cellules épithéliales dont les mailles sont infiltrées de lymphocytes. Ceux-ci sont nombreux au niveau du cortex, où ils se multiplient très activement et pénètrent dans les vaisseaux sanguins et lymphatiques.

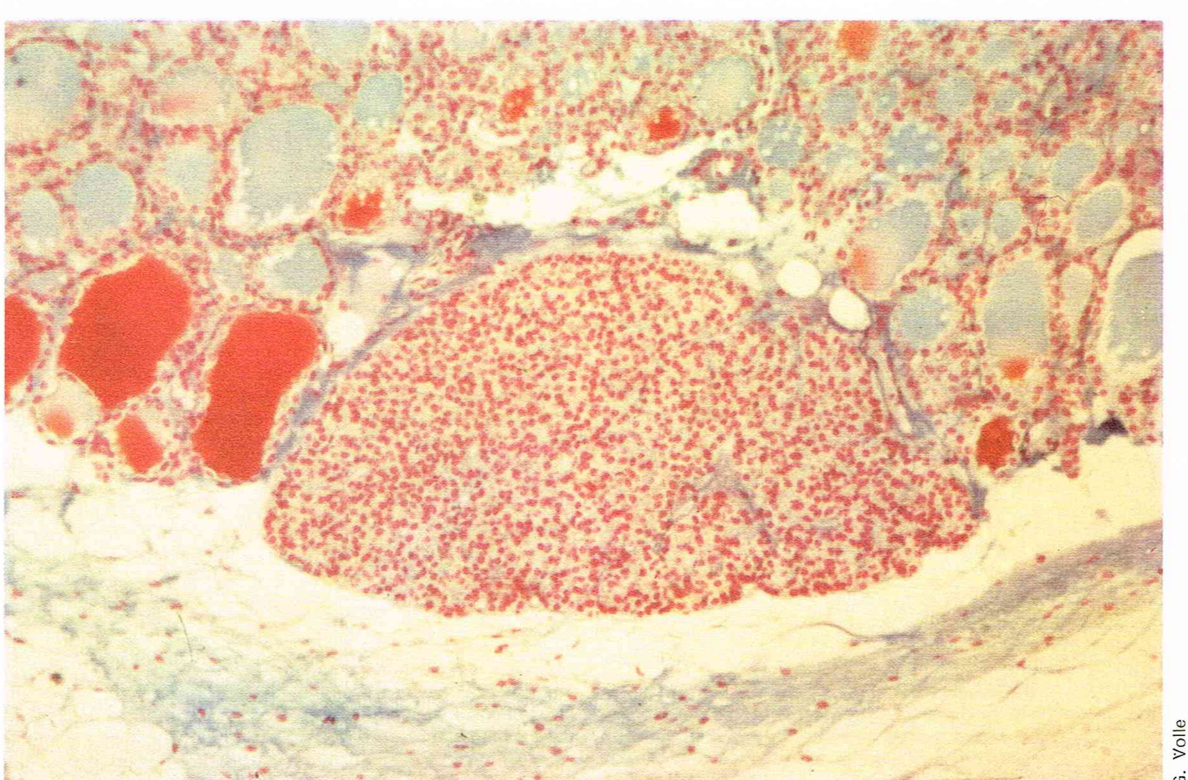
Il provient de bourgeons de l'épithélium dorsal de toutes les poches viscérales chez les Poissons, des poches viscérales 2 chez les Anoures, 3, 4 et 5 chez les Urodèles, 2 et 3 chez les Sauriens, 3 chez les Chéloniens, 4 et 5 chez les Ophidiens, 3 et 4 chez les Oiseaux. Chez les Mammifères, les ébauches proviennent de l'épithélium ventral des poches 3 et 4; l'ébauche 3 est prépondérante et existe seule chez les Rongeurs.

Si chez les Poissons le thymus garde des traces de son origine segmentaire, dans les autres groupes les bourgeons fusionnent en un organe pair; celui-ci reste dorsal chez les Amphibiens et devient ventral chez les Reptiles et les Oiseaux, à la hauteur du cou, de chaque côté de la trachée. Chez les Mammifères, il pénètre dans la cage thoracique et coiffe le cœur.

Le thymus, qui croît pendant la vie embryonnaire et joue un rôle capital dans la formation des lymphocytes, atteint son développement maximal peu après la naissance (ris de veau); il involue ensuite. Il pourrait sécréter une hormone stimulant la formation des lymphocytes à partir des cellules souches dans la moelle osseuse, la rate et les ganglions lymphatiques. Cette hormone serait également responsable de la différenciation à partir de lymphocytes des plasmocytes du conjonctif (producteurs d'anticorps).

Les parathyroïdes

Les parathyroïdes n'existent que chez les Tétrapodes et proviennent de l'épithélium ventral ou dorsal (chez les Mammifères) des 3e et 4e paires de poches viscérales. Toujours situées au voisinage de la thyroïde (chez les



▶ *Coupe de* parathyroïde *de Mammifère (cobaye); la glande, constituée d'un massif compact de cellules glandulaires, est située sur le bord externe du lobe thyroïdien.*

Mammifères, une paire peut même être incluse dans celle-ci), elles sécrètent la parathormone hypercalcémiante. La sécrétion de cette hormone semble directement régulée par la calcémie; un taux sérique important supprime l'activité de la glande, un taux sérique bas la stimule. Cette régulation fondamentale (excitabilité nerveuse), bien démontrée chez certaines espèces, semble totalement absente chez des espèces voisines, et cela aussi bien chez les Mammifères que chez les Oiseaux et les Amphibiens.

Les corps ultimobranchiaux

Ils proviennent toujours de la dernière paire de poches viscérales. Chez tous les non-mammaliens, ils sont indépendants de la thyroïde. Chez les Mammifères, ils sont incorporés au tissu thyroïdien pour donner sans doute les *cellules claires,* ou *cellules C,* ou encore *cellules parafolliculaires.* En 1962, on a démontré qu'une hormone, la *calcitonine,* avait des effets antagonistes de ceux de la parathormone. Après avoir pensé que les parathyroïdes en étaient la source, les chercheurs semblent maintenant admettre que ce sont les cellules claires de la thyroïde, appelées ainsi *cellules à calcitonine*. On a montré la présence de cellules à calcitonine dans les corps ultimobranchiaux des Oiseaux (poulet). Ces cellules pourraient provenir des crêtes neurales, les corps ultimobranchiaux ne servant que de support. L'origine extrapharyngienne de ces cellules est vigoureusement contestée.

L'œsophage

Simple conduit, l'œsophage reste droit à de rares exceptions près. Il est revêtu d'un épithélium pluristratifié, cilié chez les Cyclostomes et chez certains Téléostéens. Des cellules ciliées persistent encore chez les Chondrichthyens, les Amphibiens et quelques Reptiles. Elles représentent des restes de l'épithélium embryonnaire. L'œsophage de quelques tortues, de certains Oiseaux (canards) et de nombreux Mammifères se kératinise; chez les Rongeurs et les Cétacés, il existe même une couche desquamante.

Les Vertébrés inférieurs possèdent des cellules muqueuses; les Oiseaux et les Mammifères différencient des glandes œsophagiennes muqueuses ou séro-muqueuses, qui s'enfoncent dans la muqueuse (Oiseaux) ou la sous-muqueuse (Mammifères). De telles glandes se rencontrent exceptionnellement chez les Amphibiens et les Reptiles (Crocodiliens, Chéloniens).

Si le pharynx ne possède pas d'enveloppe musculaire continue, l'œsophage différencie une musculeuse, formée antérieurement de fibres striées qui se poursuivent plus ou moins loin chez les Chondrichthyens, les Téléostéens et les Mammifères. Dans ce dernier groupe, elles peuvent occuper toute la longueur (porc, Ruminants). Les Amphibiens, les Reptiles et l'ornithorynque n'ont que des fibres lisses.

L'œsophage des lamproies montre une modification en accord avec la succion exercée par la bouche, grâce à la rétraction du piston que constitue la langue. Il est pourvu de plis ou valves qui permettent à l'animal d'aspirer le sang, en évitant de le refouler vers l'avant et de l'envoyer dans l'appareil branchial.

Chez de nombreuses espèces d'Oiseaux, mais non chez toutes, l'œsophage présente une ample dilatation, le *jabot,* qui sert de réservoir alimentaire. Il est développé surtout chez les Rapaces, les Gallinacés et les Columbiformes. Les pigeons *sensu lato* nourrissent leurs petits avec le « lait » que sécrètent deux volumineuses aires glandulaires de la paroi. La prolifération de l'épithélium à leur niveau et la production du lait, très riche en lipides, sont sous le contrôle de la prolactine hypophysaire qui, chez les Mammifères, contrôle la sécrétion lactée. Le mâle comme la femelle régurgitent ce lait, que le jeune va chercher dans la bouche. Après le 16e jour, les parents régurgitent des graines prédigérées.

La *vessie gazeuse* (vessie natatoire), organe caractéristique des Actinoptérygiens, naît d'un diverticule impair et dorsal de l'œsophage, qui se développe vers l'avant et vers l'arrière, s'insinuant dans le mésentère puis sous la colonne vertébrale, au plafond de la cavité générale. Cette vessie reste en communication avec l'œsophage par un canal pneumatique chez les formes les moins évoluées (les Chondrostéens, les Holostéens, les Téléostéens primitifs comme le hareng, la carpe, la truite). Cette disposition *physostome* s'oppose à la disposition *physocliste* des Téléostéens les plus évolués (perche...), chez lesquels le canal s'oblitère et disparaît.

La paroi de la vessie est constituée d'une muqueuse à épithélium simple, doublée d'une musculeuse à fibres lisses. La vessie peut être simple (chez la truite) ou divisée en deux chambres séparées par un diaphragme musculaire (chez la tanche).

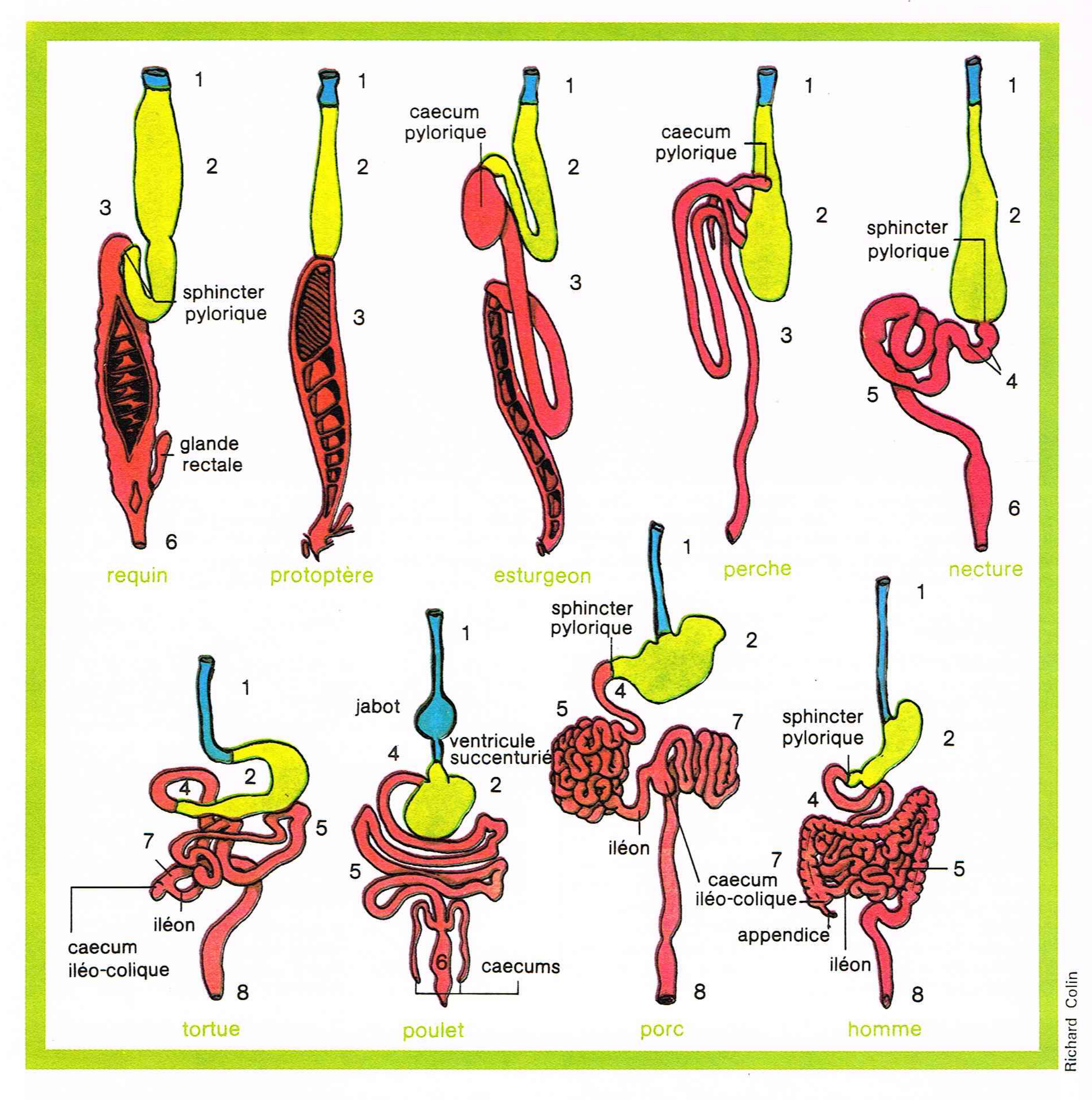
Le rôle de la vessie gazeuse n'est pas élucidé. Organe important mais non indispensable (dans un même genre, *Scomber,* l'espèce *colias* a une vessie, alors que l'espèce *scombrus* en est dépourvue), elle interviendrait comme



G. Volle

◀ *Coupe transversale* **d'œsophage de Rongeur** *(cobaye) [vue d'ensemble]; l'épithélium, pluristratifié, desquame.* *Noter les* **glandes muqueuses de Schaffer** *dans la sous-muqueuse; la présence de ces glandes, la section d'un lobe thyroïdien et du cartilage cricoïde montrent qu'il s'agit de la région antérieure de l'œsophage.*

▶ *Représentation schématique du* tube digestif *de quelques* Vertébrés : *1, œsophage; 2, estomac; 3, intestin; 4, « duodénum »; 5, intestin grêle; 6, gros intestin; 7, côlon, 8, rectum (d'après Romer et Kent).*



dispositif hydrostatique. Par le jeu de la sécrétion (niveau des *corps rouges*) et de l'absorption gazeuse (niveau de l'*ovale*), l'animal ajuste la pression gazeuse à la valeur convenable pour le niveau auquel le Poisson se maintient. Elle peut remplir d'autres fonctions : fonction auditive par ses relations avec l'oreille interne *(diverticules antérieurs* chez les Clupéiformes, chaîne des *osselets de Weber* chez les Cypriniformes), fonction respiratoire lorsque sa paroi interne s'alvéolise en rapport avec un accroissement de la vascularisation (gymnarque), fonction de production de sons (trigles).

▶ *Page ci-contre, en bas, deux schémas montrant la répartition des épithéliums œsophagien (bleu), cardiaque (rose), fundique (vert), pylorique (jaune) et intestinal (orange) dans la région gastrique de divers Vertébrés; A, squale; B, anguille; C, triton; D, lézard; E, paon; F, ornithorynque (gb, glandes de Brünner); G, lapin; H, cheval; I, bœuf (p, panse; b, bonnet; f, feuillet; c, caillette); J, porc; K, homme.*

L'estomac

L'estomac, qui n'existe que chez les Vertébrés, se caractérise essentiellement par ses sécrétions et non par sa forme ou sa position. Simple renflement chez certains Poissons, il peut se dilater en énormes culs-de-sac chez certains Mammifères herbivores.

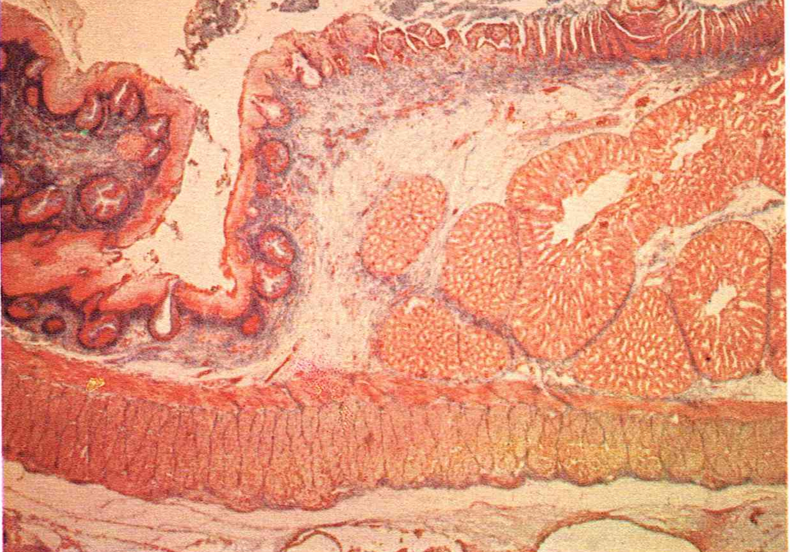
La limite œsophage-estomac est marquée par le brusque remplacement de l'épithélium pluristratifié par un épithélium simple, muqueux (cellules à pôle muqueux fermé). Ces caractéristiques histologiques permettent non seulement de préciser l'absence d'estomac chez les Cyclostomes, les Holocéphales (chimères), les Dipneustes et beaucoup de Téléostéens (disparition secondaire), mais aussi de montrer qu'une partie très importante de l'estomac anatomique des Mammifères herbivores et même l'estomac tout entier des Monotrèmes ne constituent que de simples dilatations œsophagiennes.

L'épithélium gastrique s'invagine dans le chorion en une multitude de glandes tubuleuses dont les cellules sécrètent à la fois une enzyme protéolytique, la pepsine, et de l'HCl. Chez les Mammifères, deux types cellulaires distincts assurent la sécrétion de l'enzyme et de l'HCl : respectivement, les *cellules principales* et les *cellules bordantes*. La présence de ces glandes gastriques, ou fundiques, permet de caractériser la *région fundique,* fondamentale, de l'estomac. A celle-ci il faut ajouter la *région pylorique,* à glandes muqueuses, et, chez certains Mammifères seulement, une *région cardiaque,* également à sécrétion muqueuse. Il est admis que les glandes cardiaques et pyloriques forment une faible quantité d'enzyme mais pas d'HCl.

Le premier rôle de l'estomac, celui de régulateur de l'écoulement des ingesta, est lié à ses capacités de stockage. L'acide chlorhydrique permet la conservation des aliments durant celui-ci, contribue à leur liquéfaction et chez les animaux qui ingèrent des proies vivantes aide à les tuer.

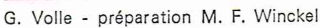
Le second rôle de l'estomac est mécanique. Si la musculature présente une disposition typique, elle est cependant particulièrement développée, et les vigoureuses contractions qui suivent la prise de nourriture, combinées aux effets de l'HCl et de la pepsine, réduisent les ingesta en une suspension semi-fluide, laquelle peut alors franchir la valvule pylorique.

La troisième fonction est digestive. La pepsine, en solution acide à pH exceptionnellement bas (pH 1), hydrolyse des liaisons peptidiques spécifiques et fragmente les



G. Volle - préparation M. F. Winckel





G. Volle - préparation M. F. Winckel

▲ ***Coupes longitudinales d'estomac d'Oiseau (poulet) ; à gauche, dans la région de passage œsophage-ventricule succenturié : l'épithélium œsophagien, pluristratifié, se kératinise et différencie des glandes muqueuses ; le ventricule succenturié possède un épithélium unistratifié et des glandes acineuses composées séreuses qui sont localisées, selon les auteurs, dans le chorion ou la sous-muqueuse ; deux couches de fibres, l'une sous l'épithélium, l'autre sous les glandes, peuvent en effet être assimilées à la musculaire de la muqueuse ; à droite, région de passage ventricule succenturié-gésier : au niveau du gésier, les glandes séreuses disparaissent, la musculeuse devient très importante et l'épithélium sécrète une « cuticule » protectrice.***

grosses molécules protéiques. Elle hydrolyse les liaisons peptidiques situées entre un acide aminé aromatique, comme la tyrosine et la phénylalanine, et un acide aminé dicarboxylique, comme l'acide glutamique ou l'acide aspartique. D'autres enzymes protéolytiques présentent la même spécificité, mais aucune n'agit à un optimum de pH aussi bas.

La régulation de la sécrétion gastrique a été largement étudiée chez les Mammifères. Chez l'homme, réduite à quelques millilitres par heure dans les périodes non digestives, la sécrétion gastrique devient très abondante à chaque prise de nourriture ; sa production est de 2 à 3 litres par 24 heures.

Chez un chien, on peut établir une fistule gastrique et une fistule œsophagienne abouchant à la peau la portion supérieure de l'œsophage sectionné : les aliments déglutis sont rejetés à l'extérieur et le repas devient fictif (expérience de Pavlov, 1895) ; un repas constitué de viande fait apparaître une abondante sécrétion, qui dure 1 à 2 heures. Cette sécrétion ne se produit pas lorsque les deux nerfs pneumo-gastriques sont sectionnés. Son mécanisme est donc nerveux. A l'inverse de ce qui se passe pour la salivation, ni la mastication, ni la déglutition ne sont en cause, puisque, si celles-ci portent sur des matières non alimentaires, la sécrétion ne s'installe pas. En fait, c'est la nature de l'aliment qui intervient. Dès 1868, Longet notait que l'odeur ou la vue des aliments déclenchent une sécrétion gastrique abondante chez le chien porteur d'une fistule. L'élément psychique tiendrait le premier rang dans cette première phase de la sécrétion, ou *phase céphalique*.

A celle-ci succède une *phase gastrique*, bien mise en évidence chez un chien porteur d'un petit estomac de Pavlov. Un repas ingéré normalement chez un tel animal fait apparaître une sécrétion qui persiste pendant 8 à 10 heures. L'énervation du petit estomac ne l'empêche pas de se produire. La transfusion à un chien à jeun du sang d'un autre chien en pleine digestion détermine la sécrétion de l'estomac de l'animal transfusé. Cela prouve la réalité d'un mécanisme humoral de cette sécrétion. L'agent sécréteur, ou *gastrine*, est produit par la muqueuse pylorique.

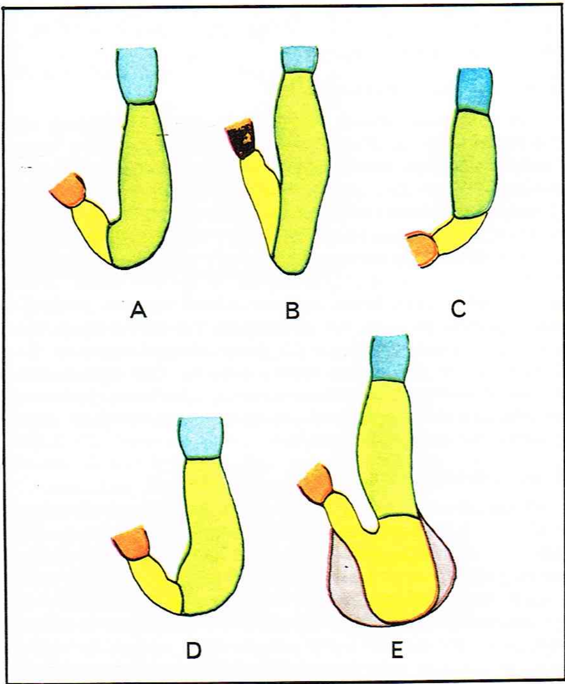
L'*arrivée du chyle dans le duodénum* ajoute son effet à celui des deux phases précédentes. Cette phase est semblable à la phase gastrique ; on admet que c'est la même gastrine, sécrétée par la muqueuse duodénale, qui contrôle la sécrétion.

Deux types d'estomacs méritent une description particulière.

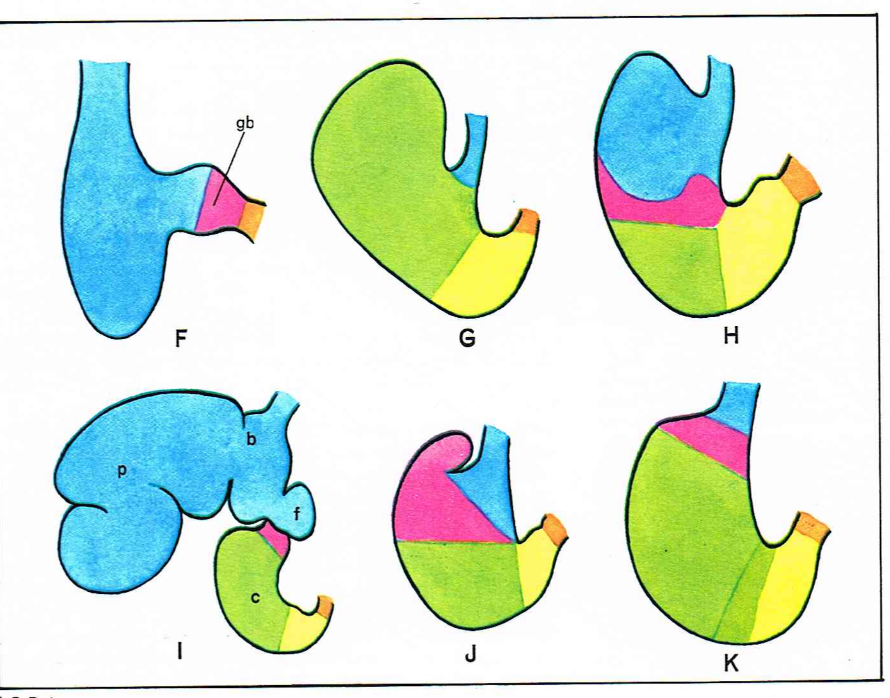
— L'*estomac des Oiseaux*. Chez tous les Oiseaux l'estomac est partagé en un ventricule succenturié et un gésier.

● Le *ventricule succenturié*, qui succède à l'œsophage, est glandulaire. Les glandes sécrètent du mucus ainsi que de la pepsine et de l'acide chlorhydrique, c'est-à-dire du suc gastrique susceptible, chez certains Oiseaux carnivores, de dissoudre de gros os.

● Le *gésier*, postérieur, pallie l'absence de dents et assure un broyage très énergique des aliments, qui y subissent l'action du suc gastrique. La paroi du gésier développe deux plaques musculaires latérales, extrêmement puissantes chez les Oiseaux granivores. La muqueuse sécrète une sorte de cuticule qui la protège contre les aspérités des petits cailloux avalés par l'Oiseau ; ceux-ci demeurent dans le gésier et aident au broyage. Le gésier se contracte rythmiquement (2 ou 3 fois par minute chez la poule). La pression atteint des valeurs élevées : 280 mm de Hg par mm² chez l'oie. Cet organe sert de

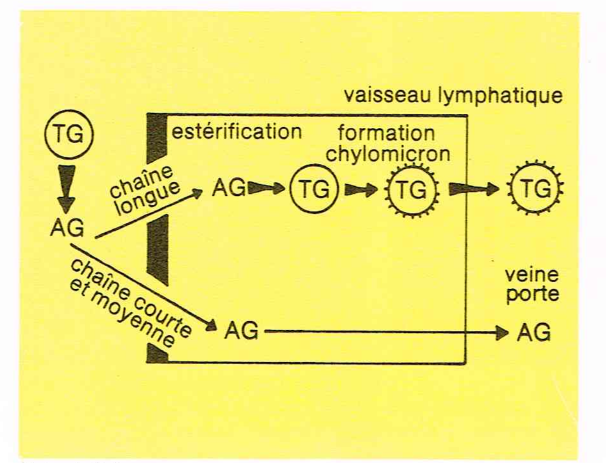


Richard Colin



I.G.D.A.

▶ *Représentation schématique du transport des lipides à travers la muqueuse intestinale : AG, acides gras ; TG, triglycérides (d'après Isselmacher). A droite, coupe transversale d'intestin d'Amphibien (triton) : épithélium unistratifié à cellules absorbantes à bordure en brosse (liséré rouge) et cellules muqueuses calciformes (gouttelettes de mucus en rouge) ; chorion et sous-muqueuse confondus, musculeuse mince.*



Richard Colin



G. Volle

barrage aux poils, plumes, os, coquilles, carapaces chez les Rapaces diurnes et nocturnes, qui les expulsent régulièrement sous forme de pelotes de régurgitation.

— *L'estomac des Mammifères Ruminants.* Uniloculaire chez la plupart des Mammifères herbivores, l'estomac devient énorme et se subdivise chez l'hippopotame et les Ruminants (moutons, chèvres, cerfs, antilopes, chameaux, girafes, bœufs).

L'estomac antérieur des Ruminants est partagé en trois loges :

- La *panse,* ou *rumen,* qui représente 80 % du volume total (250 l chez la vache), peut accumuler une énorme quantité de nourriture ; sa muqueuse est lisse.
- Le *bonnet,* ou *réseau,* possède une muqueuse soulevée de replis à disposition pentagonale ou hexagonale ; il représente 5 % du volume total (15 l chez la vache).
- Le *feuillet,* ou *psaltérium,* représente 7 % du volume total (20 l chez la vache) ; sa muqueuse est soulevée par une centaine de replis lamellaires.

Chez le veau en période d'allaitement, une « gouttière œsophagienne » permet de court-circuiter la panse et le bonnet. Le lait passerait alors directement de l'œsophage au feuillet.

L'estomac *postérieur,* ou *caillette,* représente 13 % du volume total. La partie antérieure, à replis internes spiralés, correspond à la région fundique, la partie postérieure à la région pylorique. Des glandes cardiales existent au passage feuillet-caillette.

La panse et le bonnet sont le siège de fermentations bactériennes intenses aux dépens de la cellulose. Ces fermentations sont favorisées par une salivation importante (60 l par 24 h) et riche en bicarbonate qui neutralise les acides gras libérés. Le CO_2 formé au cours de cette neutralisation et le méthane libéré par la fermentation sont éliminés par éructation. Les acides gras sont absorbés par la muqueuse. La rumination permet une nouvelle mastication des fibres végétales grossières, non encore attaquées par les Bactéries.

L'intestin

Durant la digestion gastrique, le chyme est maintenu dans la cavité stomacale par la valvule pylorique. Lorsqu'il a atteint un état semi-fluide, celle-ci commence à s'ouvrir à chaque arrivée d'une onde péristaltique. Le contenu stomacal est ainsi périodiquement éjecté dans l'intestin. Là, il subit d'abord l'action des sécrétions du pancréas et du foie.

Le pancréas sécrète tout un jeu d'enzymes en milieu alcalin, en particulier deux **peptidases** (la *trypsine* et la *chymotrypsine*), une **amylase** et une **lipase.** Les peptidases sont sécrétées sous forme inactive et sont activées par une enzyme intestinale, l'*entérokinase,* puis par la trypsine elle-même lorsqu'elle est formée. La trypsine agit sur les liaisons peptidiques pour lesquelles des acides aminés dibasiques comme l'arginine ou la lysine portent le groupement CO, tandis que la chymotrypsine agit sur des liaisons où ce sont des acides aminés aromatiques tels que la tyrosine ou la phénylalanine qui portent ce groupement. Ces deux enzymes opèrent en solutions légèrement alcalines (pH 7 à 9). Leur action, comme celle de la pepsine, permet la fragmentation des grosses molécules protéiques. Ces trois enzymes, qui s'attaquent à des liaisons internes aux molécules protéiques, sont qualifiées d'*endopeptidases.*

Un mécanisme humoral contrôle la sécrétion pancréatique. L'hormone en cause, la *sécrétine,* fut la première hormone mise en évidence expérimentalement. En 1902, Bayliss et Starling montrèrent que le pancréas du chien, privé de son innervation, sécrète lorsque du suc gastrique ou une solution acide sont introduits dans le duodénum ; un extrait acide de muqueuse duodénale injecté dans le sang provoque la sécrétion pancréatique alors qu'il n'y a aucune relation autre que circulatoire entre pancréas et intestin.

La bile, sécrétée par le foie, émulsionne les lipides et active la lipase pancréatique.

Structure de la muqueuse intestinale

L'épithélium intestinal simple est constitué de cellules caliciformes à mucus, de cellules séreuses et de cellules absorbantes à plateau strié (microvillosités). Sauf chez les Cyclostomes et les Poissons, l'épithélium s'invagine en *glandes de Lieberkühn,* au fond desquelles se différencient les cellules séreuses qui sont à l'origine des enzymes du suc intestinal (*cellules de Paneth* des Mammifères). La région antérieure de l'intestin des Mammifères, ou duodénum, possède des *glandes de Brünner,* tubuleuses, muqueuses à sécrétion alcaline. Celle-ci protégerait la muqueuse duodénale des effets corrosifs du chyme au sortir de l'estomac. Le chorion est souvent infiltré d'amas lymphoïdes, disséminés sous forme de « follicules clos » ou groupés en amas, très développés chez les Mammifères *(plaques de Peyer).*

Rôle du suc intestinal

Les cellules séreuses de l'épithélium sécrètent une série d'enzymes, en particulier, deux exopeptidases, des dipeptidases, l'entérokinase, une amylase, des disaccharidases et une lipase. Les grands fragments protéiques laissés intacts par les endopeptidases sont repris par les exopeptidases. Une carboxypeptidase agit sur les liaisons peptidiques terminales lorsque l'acide aminé de bout de chaîne porte le groupement carboxyle (COOH) libre, tandis qu'une aminopeptidase agit de même lorsque le dernier acide aminé possède un groupement amine (NH_2) libre. La chaîne polypeptidique est ainsi attaquée par ses deux extrémités et libère des acides aminés. Des dipeptidases agissent sur les dipeptides restants. L'amylase, les disaccharidases et la lipase intestinales ajoutent leur action à celle du suc pancréatique.

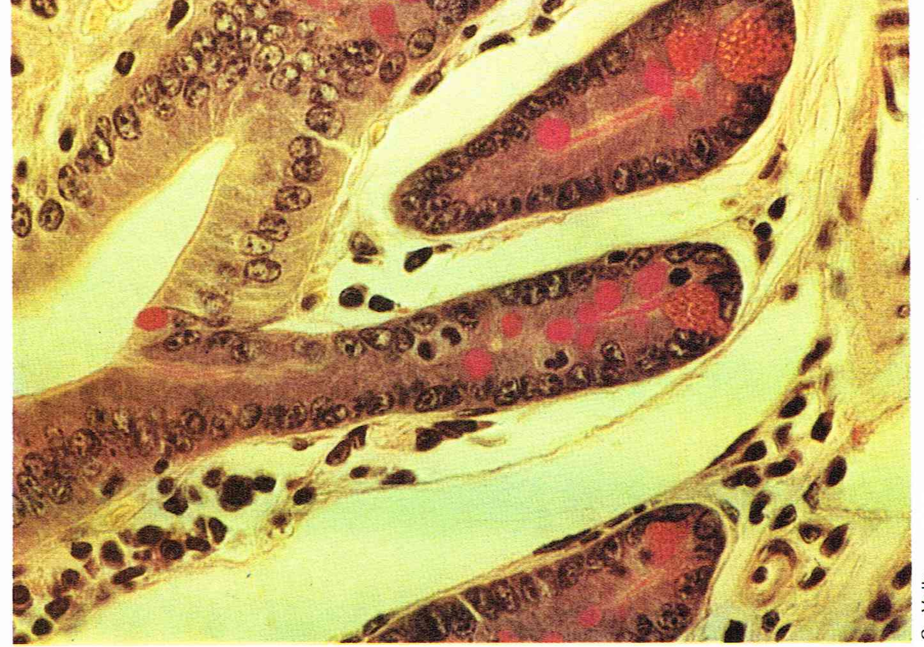
L'absorption intestinale

Processus actif qui a lieu dans la portion distale de l'intestin, l'absorption est facilitée par différents dispositifs qui permettent d'augmenter la surface de contact entre l'épithélium et le chyle.

Les Cyclostomes et les Poissons, à l'exception des Téléostéens, ont un intestin gros et court, dont la lumière est occupée par un repli longitudinal spiral, la *valvule spirale.* Celle-ci ralentit considérablement le cheminement

▶ *Page ci-contre, ultrastructure du foie : 1, l'hépatocyte met en réserve du glycogène (gl) mis en évidence par la technique au protéinate d'Ag (foie d'alevin de truite ; × 10 000) ; 2, canalicule biliaire : espace tubulaire villeux sans paroi propre ; ici, entre 3 hépatocytes (foie de têtard d'Amphibien ; × 8 500) ; 3, sinusoïde (S) dans le foie d'alevin de truite (× 10 000) : noter le revêtement endothélial mince et discontinu (flèches) et l'espace péricapillaire de Disse (ED) ; en encart, des granules de lipoprotéines de très basse densité (flèche), rejetés dans l'espace de Disse par les hépatocytes, gagnent la lumière du sinusoïde (× 20 000) ; G, golgi ; L, lysosome ; m, mitochondrie ; N, noyau.*





◀ *Coupe transversale de duodénum de souris : détail de glandes de Lieberkühn avec cellules de Paneth en fond de cryptes, caractérisées par leurs grains de secrétion colorés en orangé.*

G. Volle

du chyle en augmentant son trajet. Cette disposition, très développée chez les requins, est plus discrète chez les Chondrostéens, les Holostéens et les Dipneustes. Elle disparaît chez les Téléostéens.

Chez les Téléostéens et les Tétrapodes, l'intestin reste grêle, mais s'allonge, formant de nombreuses circonvolutions. Chez les Oiseaux et les Mammifères, l'épithélium se soulève en une multitude d'évaginations microscopiques en doigt de gant, les *villosités intestinales*. Chez les Mammifères, des replis transversaux, à support musculaire, les *valvules conniventes*, augmentent encore la surface épithéliale, qui peut atteindre 40 m² chez l'homme. N'oublions pas que le pôle apical des cellules absorbantes est formé d'une multitude de microvillosités (plateau strié).

Les deux cæca des Oiseaux et le cæcum unique des Mammifères, qui marquent la limite entre l'intestin grêle et le gros intestin sans villosités, ne semblent pas avoir de rôle essentiel. Les cæca pyloriques de nombreux Actinoptérygiens (Téléostéens, Chondrostéens, Holostéens) constituent, par contre, des dispositifs absorbants supplémentaires.

Les substances absorbées par l'intestin sont mises à la disposition de l'organisme par deux voies différentes. Une partie de l'eau, les sels minéraux, les oses, les acides aminés, les acides gras à chaîne courte ou moyenne (en dessous de 10 carbones) empruntent la voie sanguine et atteignent donc, par la veine porte, le foie. L'autre partie de l'eau et les acides gras à longue chaîne empruntent la voie lymphatique. Ces acides gras sont au préalable réestérifiés en triglycérides à l'intérieur même des cellules épithéliales. Ceux-ci sont entourés d'une enveloppe composée de phospholipides, d'esters du cholestérol et de protéines pour former des lipoprotéines, les *chylomicrons,* qui passent dans la lymphe.

Le foie et le pancréas

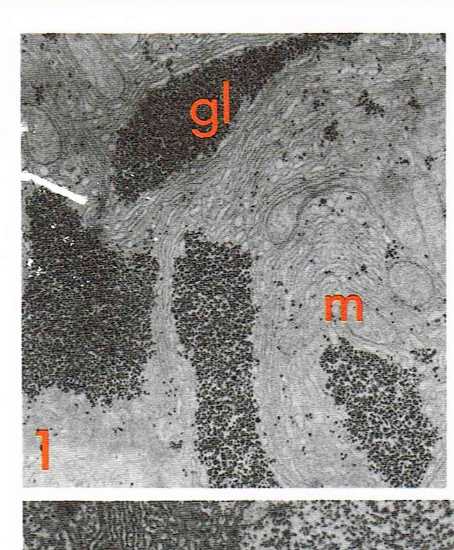
Le foie et le pancréas proviennent du bourgeonnement de l'épithélium intestinal en arrière du pylore. Ils fonctionnent tous deux comme glandes exocrines et comme glandes endocrines.

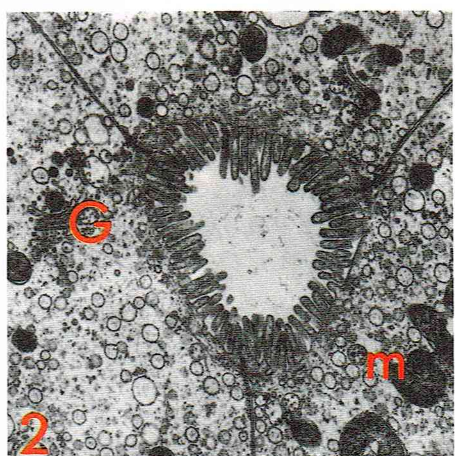
Développement embryonnaire

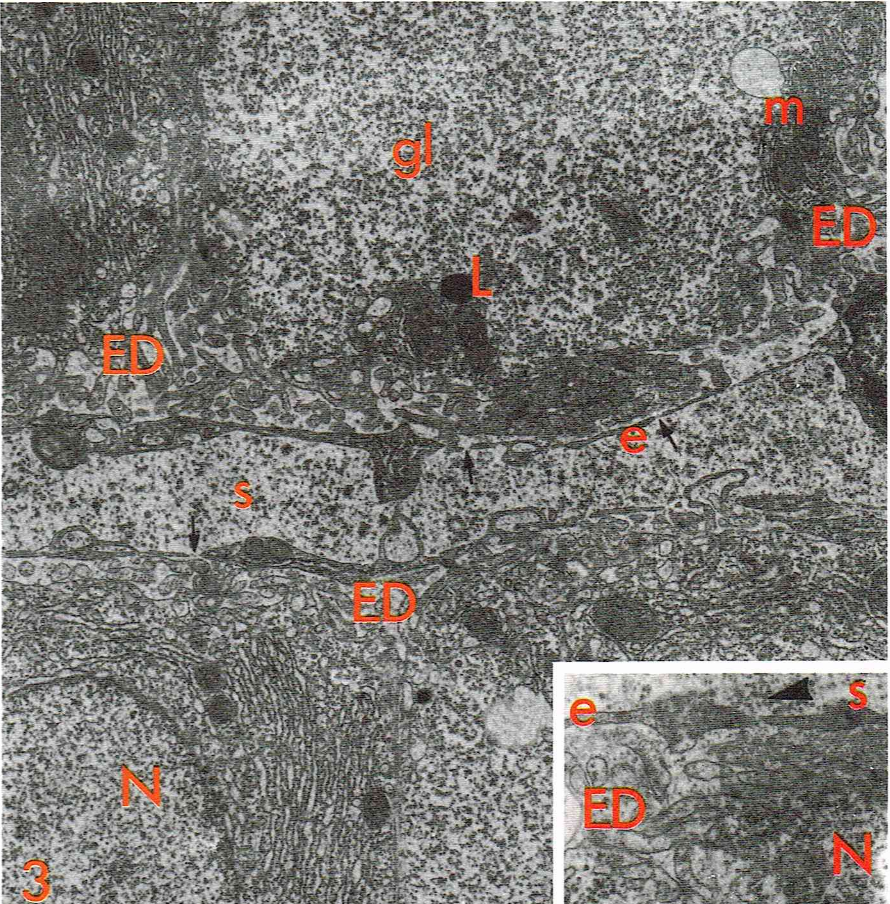
Quatre bourgeons épithéliaux se développent : le bourgeon ventral est hépatique, les deux bourgeons latéraux et le bourgeon dorsal sont pancréatiques.

Les cordons épithéliaux hépatiques viennent au contact des veines vitellines, qui ramènent le sang au sinus veineux. Ils les entourent et les fragmentent en capillaires irréguliers : les sinusoïdes, qui constituent le système porte-hépatique sur le trajet des veines vitellines. Leur partie préhépatique devient la veine porte-hépatique, et la partie posthépatique devient les veines sus-hépatiques.

Chaque ébauche pancréatique est formée de cordons épithéliaux pleins, qui se creusent et se ramifient. Leurs extrémités se différencient en culs-de-sac dilatés, les acini exocrines. Leurs parois bourgeonnent des massifs cellulaires pleins qui s'isolent en *îlots endocrines de Langerhans*. Les trois ébauches fusionnent, mais trois canaux excréteurs s'individualisent.

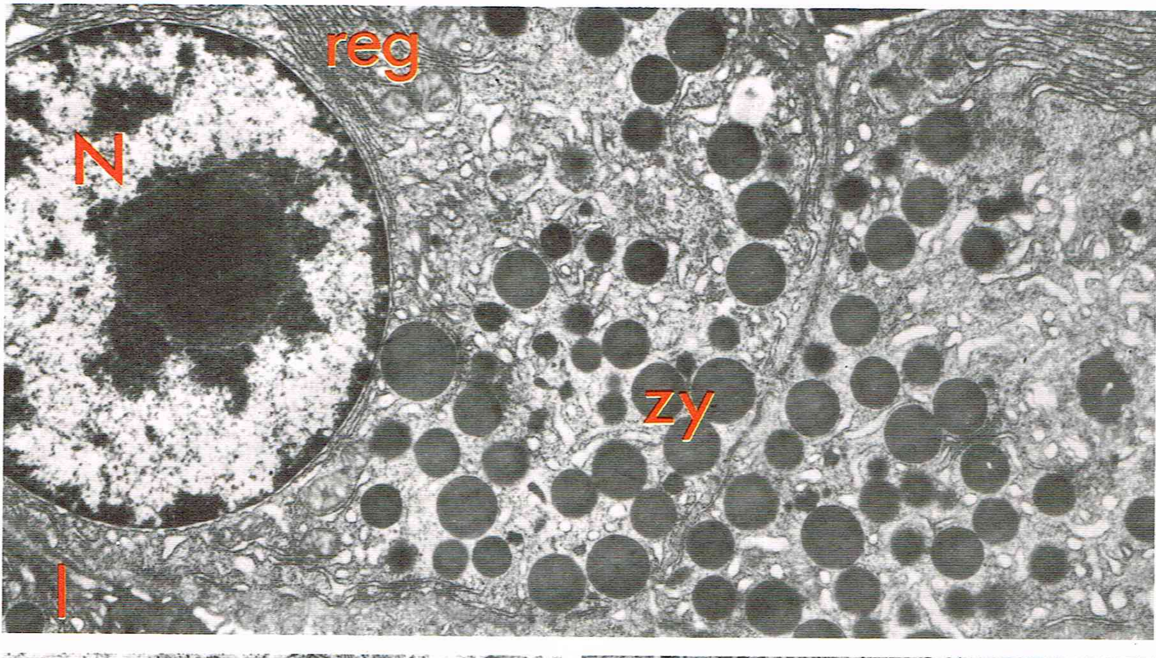


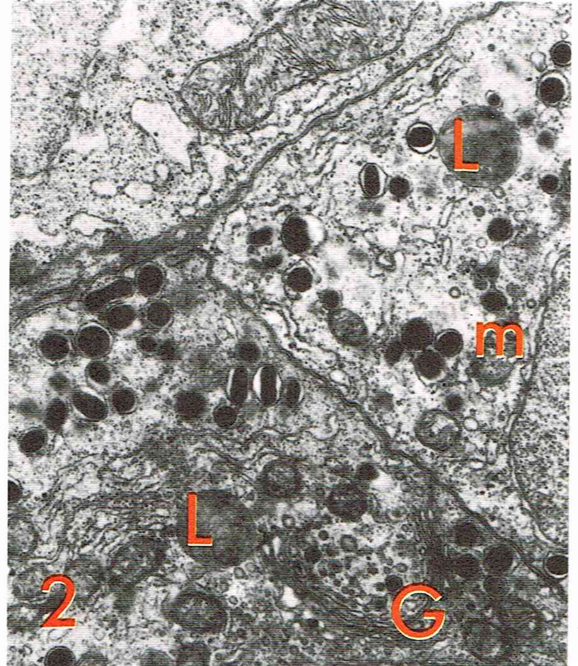


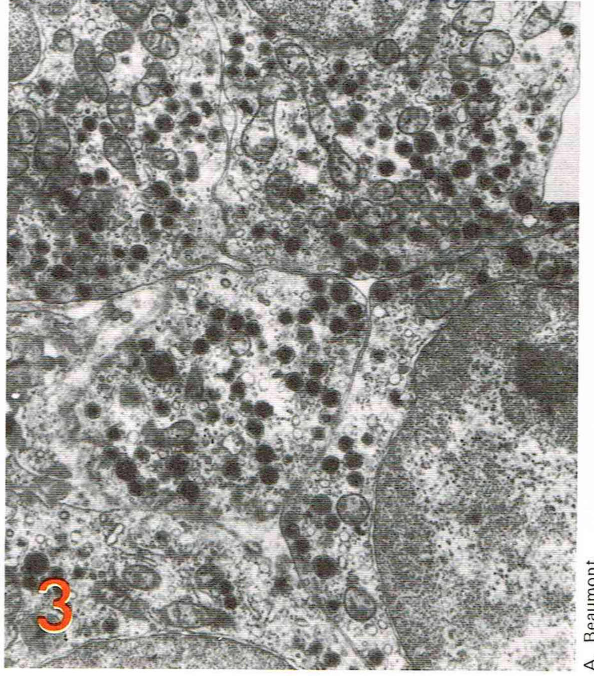


A. Beaumont

▶ *Ultrastructure du pancréas d'un têtard d'Amphibien* (Alytes) : *1, détail de deux cellules exocrines : réticulum endoplasmique granulaire développé (reg), nombreux grains de zymogène (zy)* [× *18 000*]; *2, détail de deux cellules A à grains* α; *noter leur formation à partir de l'appareil de Golgi (G)* [× *10 000*]; *3, détail de 3 cellules B à grains* β; *les grains ont un contenu à contour irrégulier, souvent d'aspect pseudo-cristallin* [× *10 000*]; *L, lysosome; m, mitochondrie; N, noyau.*







A. Beaumont

Le foie

Sa sécrétion externe produit la *bile;* celle-ci, en plus de son rôle dans la digestion, permet l'élimination, sous forme de pigments biliaires, des produits de la dégradation de l'hémoglobine après la destruction des hématies.

Le foie reçoit tous les matériaux absorbés au niveau de l'épithélium intestinal. Ces matériaux sont stockés et transformés dans le foie puis retournent au sang, sous leur forme initiale ou non. Le foie restitue en particulier le glucose après l'avoir polymérisé sous forme de glycogène; il effectue la synthèse de la majeure partie des lipoprotéines plasmatiques, dont le rôle est d'assurer la stabilité de la concentration lipidique du plasma; il effectue également la synthèse des protéines plasmatiques (globulines...). Son équipement enzymatique est donc exceptionnel.

La cellule hépatique, polyédrique, présente deux types de faces : celles qui sont au contact d'une autre cellule hépatique ménagent entre elles des espaces tubulaires villeux, les *canalicules biliaires,* où la bile est sécrétée; celles qui sont au contact des capillaires sanguins sont séparées de la paroi de ceux-ci par les *espaces de Disse.* Ces capillaires, ou *sinusoïdes,* à calibre irrégulier, et à paroi endothéliale discontinue, permettent le passage du plasma dans l'espace de Disse, et donc son contact direct avec l'hépatocyte. Certaines cellules endothéliales, les *cellules de Kupffer,* peuvent se transformer en cellules phagocytaires. Les canalicules biliaires, sans parois propres, débouchent dans des canaux biliaires intra-hépatiques, à paroi mince, qui se réunissent en un ou plusieurs canaux extra-hépatiques.

Le pancréas

Le tissu exocrine pancréatique, qui forme presque la totalité du pancréas, se présente comme une volumineuse glande acineuse composée. Sa sécrétion, le suc pancréatique, est déversée dans l'intestin antérieur sous l'influence de la sécrétine. Les canaux excréteurs débouchent au voisinage du canal cholédoque. Normalement massif, le pancréas est diffus chez la plupart des Actinoptérygiens.

Le tissu endocrine se présente sous forme d'îlots de Langerhans dispersés dans le tissu exocrine. Plusieurs catégories cellulaires ont été décrites. Nous retiendrons les cellules dont la sécrétion agit sur la régulation de la glycémie : les cellules A sécrètent le glucagon, hyperglycémiant; les cellules B sécrètent l'insuline, hypoglycémiante.

La nutrition des Invertébrés

Les Invertébrés ont des régimes alimentaires très divers.

— *Les macrophages* peuvent se nourrir de matière organique vivante : végétaux pour les *herbivores,* animaux pour les *carnivores;* ils peuvent aussi se contenter de matière organique morte : charognes pour les *nécrophages,* déjections d'animaux pour les *coprophages,* matières organiques en décomposition pour les *saprophages.*

— *Les microphages* sont aquatiques et se nourrissent des particules en suspension dans l'eau et de plancton; ils peuvent aussi récupérer les débris organiques déposés sur les fonds ou enfouis dans la vase. Dans les deux cas, ils profitent des Bactéries qui se multiplient à la surface des matières organiques.

— *Les osmotrophes,* moins difficiles, se contentent des molécules organiques dissoutes dans le milieu ambiant.

La capture et l'ingestion de la nourriture

L'osmotrophie

Nutrition à l'échelle moléculaire, l'osmotrophie ne fait intervenir aucun organe spécialisé; les molécules organiques sont transférées directement du milieu ambiant à l'animal à travers ses parois. Ce type de nutrition caractérise les parasites (Cestodes, Acanthocéphales) qui n'ont pas de tube digestif et intervient secondairement dans la nutrition des Éponges, Annélides, Mollusques, etc.

La microphagie

La microphagie caractérise des animaux aquatiques peu actifs, souvent fixés.

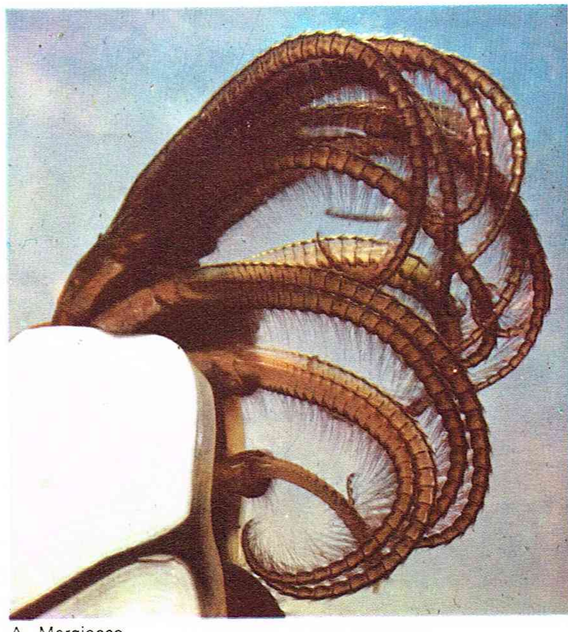
Régimes à base de plancton et de particules organiques en suspension dans l'eau

Les Invertébrés qui ont ces régimes possèdent, le plus souvent, des organes spécialisés qui leur permettent de créer des courants d'eau, de filtrer celle-ci et de retenir les particules organiques, enfin d'agglomérer ces particules et de les transférer vers la bouche. Il n'existe pas un type unique de « filtre » mais plusieurs modèles, qui reposent sur des unités anatomiques différentes : *cils, soies, cellules à mucus.*

— *Les cils* sont portés, le plus souvent, par des filaments : pectinés et disposés en couronne autour de la bouche chez les Polychètes Sabellidés *(Sabella pavonina),* accolés les uns aux autres en feuillets repliés en W chez les Mollusques Lamellibranches (moule). Ils créent par leurs battements des courants d'eau qui entraînent les particules en suspension à travers les mailles des filets ainsi formés. Les particules sont retenues par les sécrétions muqueuses des filaments. Enrobées de mucus, elles sont ensuite véhiculées à l'intérieur de gouttières ciliées jusqu'à la bouche, au voisinage de laquelle un système complexe de sillons ciliés (portés par les palpes chez les Lamellibranches) trie les éléments organiques en fonction de leur masse. Seules les particules les plus fines atteignent la bouche.

— *Les soies* sont portées par des appendices mobiles. Ceux-ci forment ainsi de véritables râteaux avec lesquels les Invertébrés (Crustacés, Insectes aquatiques) rabattent les matières organiques en suspension vers leur bouche. Chez les petites espèces (Crustacés Branchiopodes, Ostracodes, Cirripèdes) tous les appendices en portent; de ce fait, elles interviennent aussi bien dans la locomotion que dans la nutrition. Chez les individus de grande taille, elles sont portées par des appendices spécialisés dans la nutrition (par exemple, les premières pattes locomotrices d'*Upogebia,* un Thalassinidé fouisseur).

— *Les cellules muqueuses* sont disposées de façons diverses. Dispersées chez certains Invertébrés (*Antedon,* un Crinoïde; *Ophiocomina,* un Ophiuride) sur tout le corps, elles les recouvrent de mucus, les transformant ainsi en « attrape-mouches » capables de piéger toutes les particules organiques venant à leur contact; ces particules sont, par la suite, entraînées vers la bouche par des gouttières ciliées. Groupées chez certains Polychètes *(Nereis, Chaetopterus),* elles fabriquent des voiles de mucus, lesquels, après avoir été déformés en nasse, sont placés en travers du tube habité par l'animal, qui y maintient avec ses parapodes un courant d'eau. Le ver se nourrit en avalant périodiquement le culot de particules organiques aggloméré au fond de la nasse.



A. Margiocco

◀ ***Panache de cirres de* Lepas anatifera *dont les mouvements rythmiques amènent les proies au niveau de la bouche de l'animal.***

▼ ***Un* Stylifer *fixé sur un Échinoderme* (Psammechinus)*; c'est un exemple de Gastéropode parasite ayant perdu sa radula et qui se nourrit du liquide intérieur des oursins.***

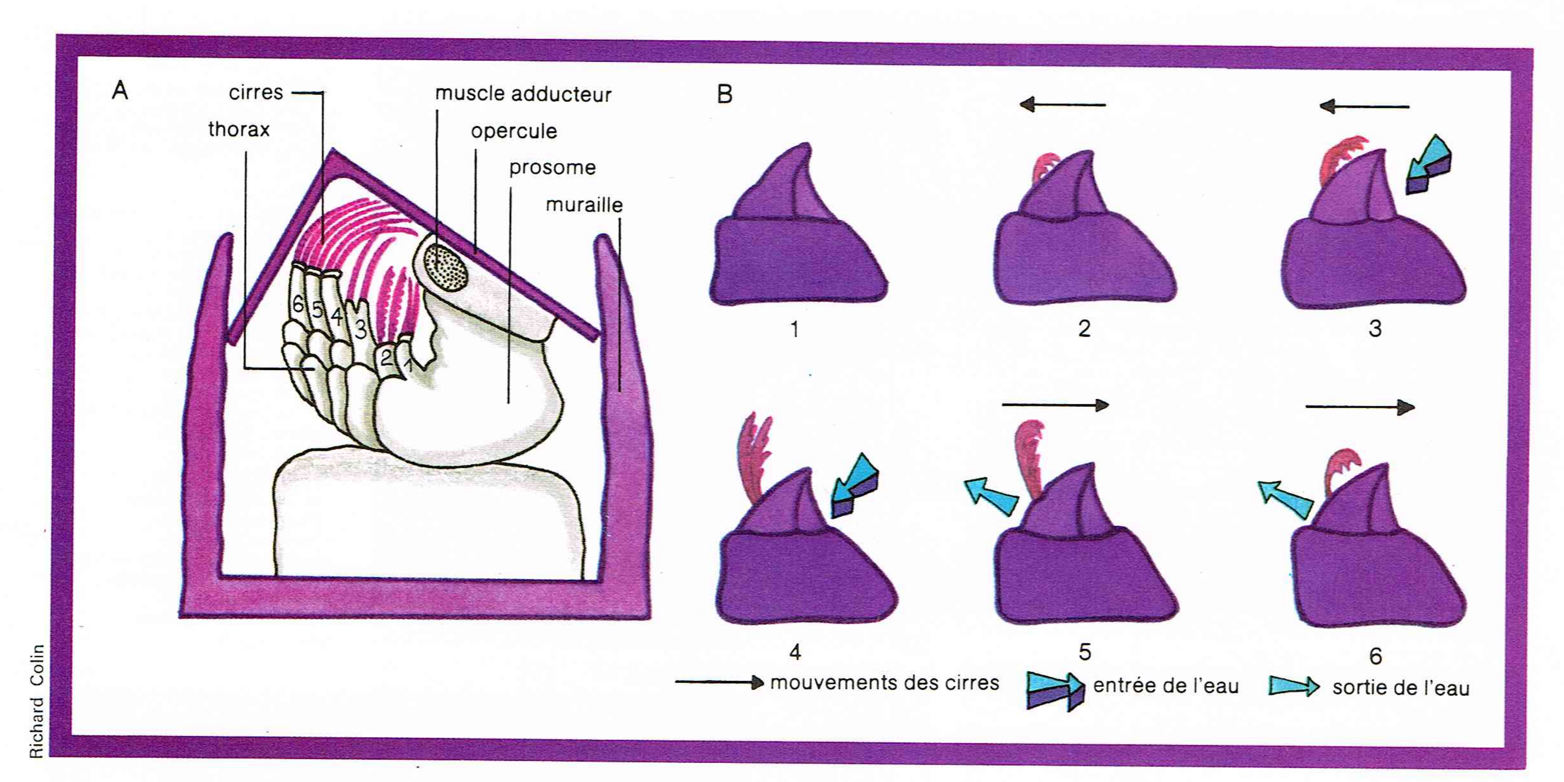


R. Bluzat



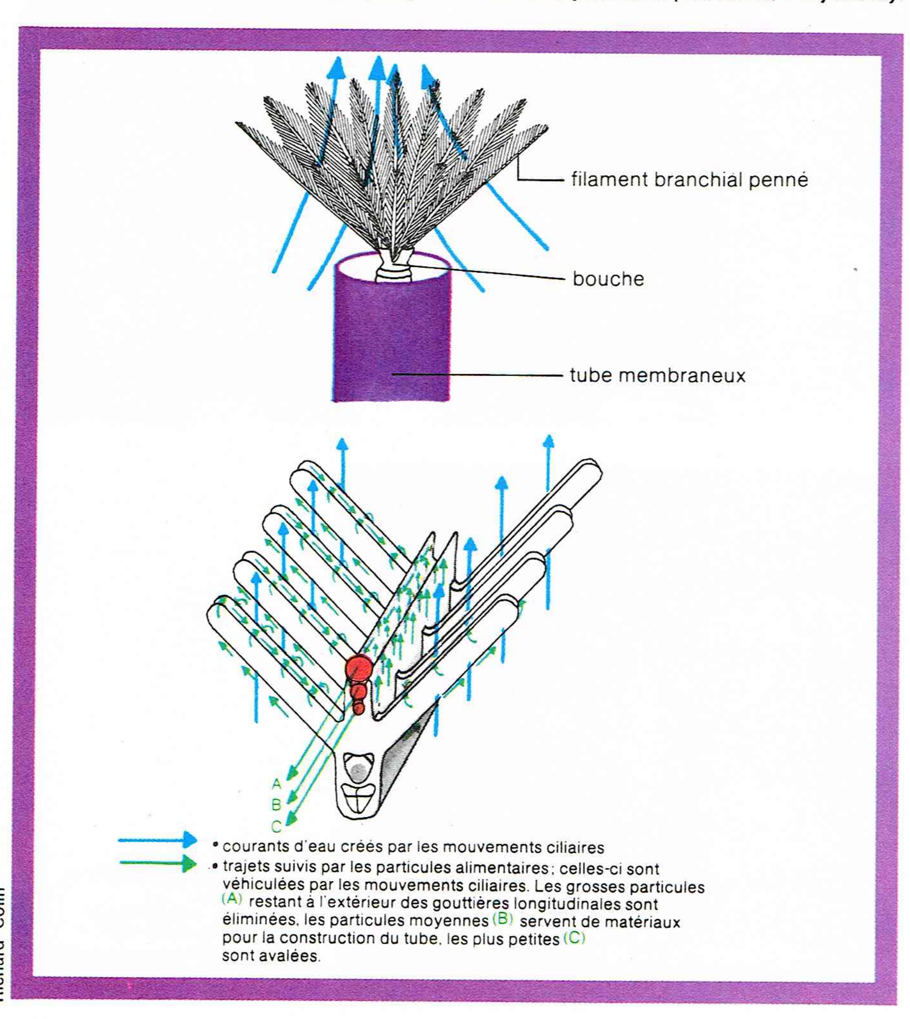
Cedri - C. Rives

◀ ***Chez les Polychètes Sabellidés* (Sabella penicillus)*, les cils sont portés par des filaments pectinés, disposés en couronne autour de la bouche.***



▲ ***La nutrition des balanes :** A, schéma d'une balane dont on remarquera les tailles différentes des appendices thoraciques (cirres) qui portent de longues soies (les 3 premières paires [1 à 3], courtes, servent à recueillir les fines particules, les 3 dernières [4 à 6], longues, servent à recueillir les grosses particules) ; B, schéma montrant le fonctionnement des cirres.*

▼ *Nutrition microphage chez* **Sabella pavonina** *(Annélide, Polychète).*



Régimes à base de débris organiques sédimentés

De tels régimes caractérisent les Invertébrés dits « sédimenteurs ». Certains, comme l'amphitrite (Polychète Térébellidé) et le dentale (Mollusque Scaphopode), possèdent autour de leur bouche des filaments pêcheurs qui leur permettent d'explorer le milieu solide environnant, de choisir les particules organiques et de les transporter à la bouche (transfert ciliaire pour les petites particules, transfert par contractions musculaires des filaments pour les grosses).

D'autres, comme les scrobiculaires (Lamellibranches) ou les *Corophium* (Crustacés Amphipodes), remettent en suspension les dépôts organiques en grattant les fonds avec leurs siphons ou leurs antennes ; ils récupèrent les particules comme le feraient les animaux « filtrants » appartenant aux mêmes groupes.

D'autres, enfin, moins délicats, avalent les sédiments et la matière organique, en creusant dans le sol ou la vase (ver de terre, arénicole).

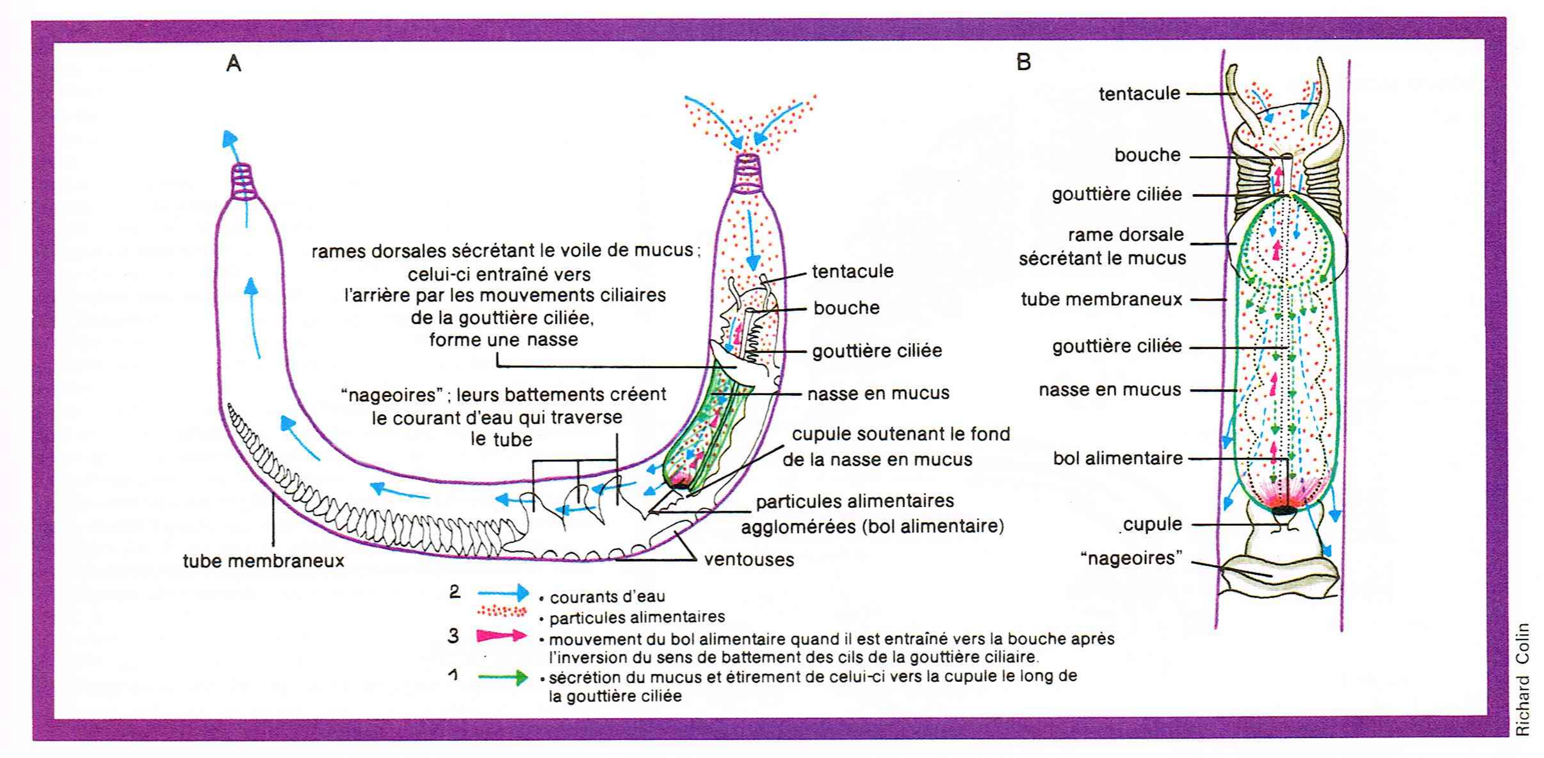
La macrophagie

La macrophagie est le fait d'Invertébrés aquatiques ou terrestres contraints de rechercher, de capturer et de broyer leur nourriture d'origine végétale ou animale.

Les **foreurs**, vivant dans leur milieu nutritif, ont une activité qui se réduit au broyage. Celui-ci leur permet de se nourrir et de se loger dans des bois : bois flottant pour les tarets, les *Limnoria* (Isopodes) et les *Chelura* (Amphipodes), bois mort pour les larves des Cérambycidés, bois sur pieds pour les larves de Scolytidés.

Les **brouteurs** s'attaquent à des organismes passifs : des plantes s'ils sont phytophages, des animaux fixés (Hydraires, Bryozoaires) s'ils sont carnivores. Dès qu'ils ont trouvé l'emplacement de leur nourriture, leur activité se réduit à la trituration des aliments ; celle-ci est effectuée par des organes buccaux ou des appendices spécialisés : mâchoires des Euniciens (Polychètes), radula des Mollusques Gastéropodes, lanterne d'Aristote des Échinodermes, mâchoires des Crustacés, des Myriapodes et des Insectes.

Enfin, les **prédateurs** s'attaquent à des animaux actifs. De ce fait, ils ont des comportements très élaborés pour tendre des pièges à leurs victimes (toiles d'Araignées, entonnoirs creusés dans le sable par les larves de fourmilions), pour chasser à l'affût (la crevette *Alpheus*, les larves de libellules), pour chasser à la course, à la nage, en vol (Diptères Asilidés). Les prédateurs sont dotés d'organes préhenseurs spéciaux : par exemple, les bras pêcheurs des seiches, les tentacules des pieuvres, les pinces des Crustacés, les pattes ravisseuses des Insectes.



▲ ***Nutrition d'un chætoptère (Annélide, Polychète) : A, vue latérale ; B, vue dorsale. L'activité nutritive compte 3 phases successives : 1, sécrétion de la nasse en mucus ; 2, prise au piège des particules et construction du bol alimentaire ; 3, véhiculation du bol alimentaire vers la bouche.***

Ils possèdent des organes de mastication : par exemple, les mâchoires des Crustacés et des Insectes, les becs de perroquet des Céphalopodes. Chez certaines espèces, des glandes à venin viennent s'ajouter à tout cet arsenal : citons les aiguillons des Hyménoptères (abeille), la glande caudale des scorpions, les chélicères venimeux de certaines Araignées, les glandes salivaires des Céphalopodes.

Les régimes à base de liquides

Les liquides peuvent être obtenus directement. Ainsi, le Nématode endoparasite *Ancylostoma caninum* se nourrit des exsudats qu'il fait sourdre en pressant les microvilli de l'épithélium intestinal du chien. Certains Insectes (Diptères, Hyménoptères, Lépidoptères) ont différencié séparément des pièces buccales leur permettant de sucer, d'éponger et de pomper les exsudats produits par les animaux (sueur) ou par les végétaux (nectar).

Les liquides peuvent également être obtenus après effraction du milieu qui les contient. Le sang, la sève, le jus des fruits sont la nourriture habituelle de certains Invertébrés : les ectoparasites, les moustiques (Diptères), les punaises (Hémiptères) qui prélèvent ces liquides après une action perforante de leurs pièces buccales.

Ils peuvent, enfin, être obtenus à la suite d'une digestion extra-orale (Chélicérates, larves de la mouche à viande *Lucilia sericata*).

Facteurs intervenant sur la prise de nourriture

La nutrition non sélective

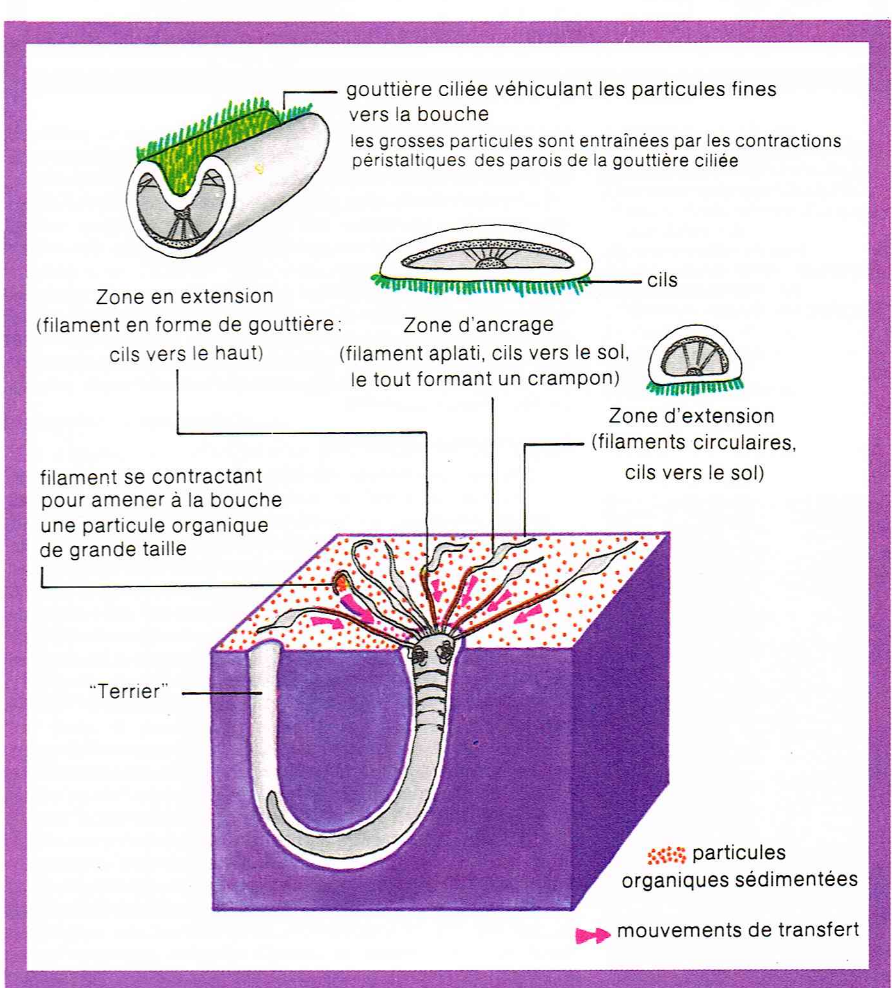
Les Invertébrés microphages ne montrent aucune sélectivité de type qualitatif vis-à-vis des particules qui leur sont présentées.

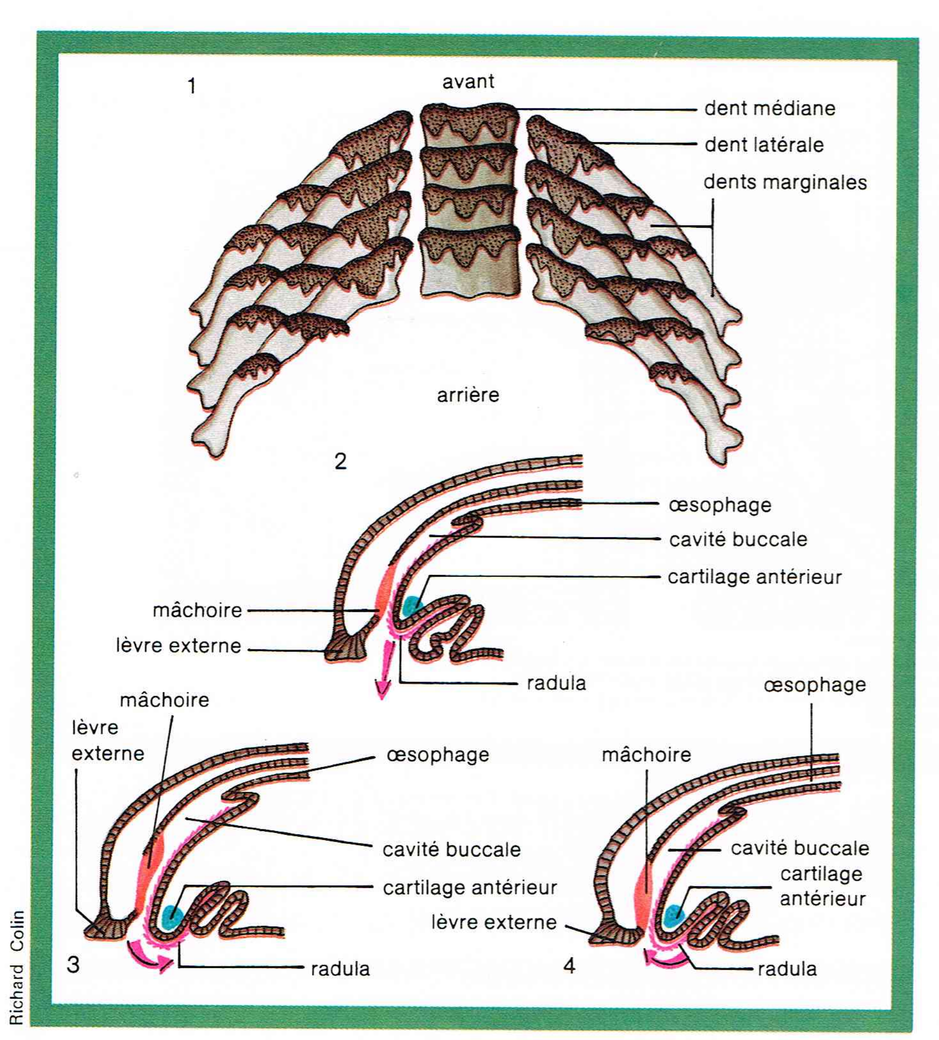
Chez les **microphages « filtrants »**, la quantité de nourriture avalée dépend de plusieurs facteurs.

— *L'efficacité du piège ;* celle-ci est inversement proportionnelle à la grandeur des mailles : ainsi, le mucus (mailles de 0,04 μ chez *Chaetopterus*) est plus efficace que les cils (mailles de 3 μ chez l'huître), et ceux-ci sont plus efficaces que les soies (mailles de 4 à 6 μ chez le Copépode *Calanus*).

— *Le volume d'eau filtré ;* celui-ci varie selon : l'espèce (le sycon, Éponge calcaire, filtre 170 ml/mg N, la moule 110 ml/mg N, le chætoptère 37 ml/mg N) ; la taille de l'animal (le volume est d'autant plus fort que l'animal est petit : par exemple, une moule de 45 g filtre 20 ml/g/h, alors qu'une moule de 5 g en filtre 120 ml/g/h) ;

▼ ***Nutrition d'un Annélide Polychète, Térébellidé.***





▲ ***Représentation schématique d'une radula, 1, de* Littorina littorea, *et son fonctionnement; 2, saillie de la radula à l'extérieur; 3 et 4, mouvements de va-et-vient de la radula permettant l'usure des substrats nutritifs.***

la température, qui agit positivement entre 0 °C et 30 °C sur l'activité ciliaire (les cils de la moule passent de 30 à 120 battements par minute entre 0 °C et 30 °C).

— *La durée des périodes* pendant lesquelles ils peuvent être exondés.

— *La richesse en particules organiques* du milieu ambiant.

Chez les **microphages « sédimenteurs »**, la quantité de nourriture ingérée dépend directement de la richesse des sédiments en produits organiques. Celle-ci est d'autant plus grande que la granulométrie du fond est petite; les sédimenteurs s'installent donc aux endroits où les sables vaseux sont fins.

La nutrition sélective

Tous les Invertébrés macrophages ainsi qu'un certain nombre de ceux qui se nourrissent de liquide ont une nutrition sélective. Certains, *monophages,* sont inféodés à un animal ou une plante précise; ainsi, la mouche *Drosophila pachea* (Diptère) ne peut se développer que sur les cactus; tous les parasites ont un hôte déterminé. D'autres, *oligophages,* moins difficiles, admettent une certaine variation dans leur régime alimentaire : à défaut de feuilles de pommes de terre, le doryphore peut vivre sur les feuilles de tomate; les littorines vivent sur les fucus. D'autres, enfin, *polyphages,* acceptent une nourriture variée (lépismes, blattes).

La survie de ces animaux est liée à la possibilité qu'ils ont de rencontrer leur nourriture. Une telle rencontre peut être le fait du hasard; toutefois, dans ce cas, il faut souligner que l'activité locomotrice du prédateur est d'autant plus grande que celui-ci jeûne depuis longtemps : ainsi, la longueur des parcours effectués par une coccinelle sur une feuille envahie par des pucerons est directement liée à son état de jeûne et inversement proportionnelle à la densité de la population d'Aphidiens. La rencontre peut être le résultat de stimuli d'ordre chimique : par exemple, l'héxanol et l'héxanal contenus dans les feuilles du mûrier attirent les vers à soie; l'acide acétique contenu dans les fruits ou le vinaigre attire la mouche *Drosophila melanogaster,* les extraits de fucus attirent les littorines. Elle peut être le résultat de stimuli d'ordre visuel ou vibratoire : ainsi, la crevette *Alpheus* a un réflexe d'attaque quand une proie possible passe dans son voisinage. Enfin, la rencontre peut être le résultat d'un comportement social élaboré : les abeilles indiquent à d'autres ouvrières, par le moyen de danses, l'endroit où se trouvent des fleurs riches en nectar; les fourmis montrent à des équipes d'ouvrières le chemin pour récupérer une proie intéressante.

La rencontre entre les macrophages et leur nourriture n'est pas suffisante : il faut que cette dernière leur convienne. L'hydre d'eau douce réagit à toute excitation par une décharge de ses nématocystes, mais elle n'ouvre sa bouche que si l'excitation est produite par un animal vivant (il semble que le facteur responsable de cette réaction soit le glutathion). Les papillons déroulent leur trompe à tout attouchement de leur tarse avec de l'eau sucrée, mais la prise de nourriture n'est complète que si le liquide leur plaît. L'Hémiptère *Rhodnius prolixus* peut piquer une membrane recouvrant un liquide tiède, mais il ne pompe celui-ci que dans le cas où il lui convient (des composés chimiques comme les di- et tri-phosphates d'adénosine et de guanine ont un effet stimulant).

▶ ***Page ci-contre, la plupart des Mollusques Gastéropodes macrophages ont une digestion* extracellulaire; *ici une* Natica josephina *étalant son pied pour saisir ses proies.***

La digestion

La digestion englobe tous les phénomènes qui permettent la dégradation des aliments par des enzymes et l'absorption des produits formés par les organes du système digestif.

Les enzymes peuvent être déchargées à l'intérieur même des cellules qui les produisent et, de ce fait, avoir une action intracellulaire, ou être déversées à l'extérieur et avoir une action extracellulaire. Dans ce dernier cas, émises dans la lumière du tube digestif ou de ses annexes, elles peuvent agir sur place ou être régurgitées à l'extérieur de l'animal pour être mélangées à la nourriture; cette digestion préorale est fréquente chez les Insectes et commune chez les Arachnides.

La digestion est *intracellulaire* lorsque les aliments sont phagocytés par les cellules des organes digestifs avant d'avoir été complètement dégradés; elle est *extracellulaire* lorsque la nourriture est réduite à l'état moléculaire avant d'être absorbée. La distinction entre ces deux types est difficile à faire car ils coexistent souvent chez le même animal.

Chez certains Invertébrés (Cœlentérés, Plathelminthes), l'appareil digestif est réduit à un sac plus ou moins lobé dont l'ouverture sert à la fois de bouche et d'anus. Chez tous les autres, il a la forme d'un tube divisé anatomiquement en trois régions : une région antérieure, le *stomodéum,* recouvert de cuticule, d'origine ectodermique; une région moyenne, le *mésentéron,* d'origine endodermique; une région postérieure, le *proctodéum,* recouvert de cuticule, d'origine ectodermique.

Chez les microphages (Annélides, Lamellibranches), le tube digestif garde cette structure simple. Le stomodéum s'ouvre en avant par la bouche, organe qui réceptionne la nourriture; il se continue par l'œsophage, organe de transit. Le mésentéron, qui suit, est un tube plus ou moins long, élargi en estomac dans sa partie antérieure; cet organe est le site principal de la digestion; chez les Lamellibranches, il reçoit les sécrétions des glandes digestives. Enfin, le proctodéum est un simple tube qui sert à la formation des fèces.

Chez les macrophages, le tube digestif se subdivise en cinq régions fonctionnelles : la bouche et le pharynx, l'œsophage et le jabot, le gésier, qui font partie du stomodéum; l'estomac et l'intestin moyen, qui constituent le mésentéron; enfin, le proctodéum. La *bouche* et les appendices qui l'entourent réceptionnent la nourriture, la broient et la mélangent avec les sécrétions provenant des glandes salivaires. C'est un organe riche en terminaisons sensorielles, qui participe à la sélection de la nourriture. L'*œsophage* est un simple tube qui permet le transit des aliments vers l'estomac; chez certaines espèces, il se différencie dans sa région postérieure en *jabot,* poche plus ou moins large qui permet de stocker un certain temps les aliments; ceux-ci y macèrent en présence des enzymes provenant des glandes salivaires et des glandes

digestives. Le *gésier,* ou *cardia,* placé entre l'œsophage et l'estomac est un organe dont la lumière interne est armée de dents ; il permet une trituration secondaire des aliments. Le *mésentéron* est le plus souvent élargi en *estomac* dans sa partie antérieure ; celui-ci reçoit les canaux qui proviennent des glandes digestives. C'est le site privilégié de la digestion. Comme les cellules de l'épithélium intestinal sont fragiles, elles sont protégées des aliments par un film de mucus (Gastéropodes, holothuries) ou par une membrane, la *membrane péritrophique* (Insectes, Polychètes, Mollusques). Cette membrane est formée d'un filet de fibrilles de chitine formant entre elles des angles de 60° ; les mailles ainsi formées sont obturées par une protéine amorphe. Elle peut être sécrétée par toutes les cellules de l'épithélium intestinal (s'en séparant par délamination), ou par des cellules spécialisées de la partie antérieure du mésentéron. Elle est sécrétée soit de manière continue, soit seulement au moment des repas. Elle est perméable aux molécules organiques. La formation des fèces est assurée par l'intestin postérieur.

Chez les animaux qui se nourrissent de liquides, le pharynx a, en général, des muscles puissants et intervient dans la prise de nourriture comme une pompe aspirante ; le jabot est souvent très développé et peu :devenir une poche aveugle, placée en dérivation sur l'œsophage (chez le moustique) ; il n'y a pas de gésier.

La migration des aliments à travers le système digestif est effectuée par des mouvements ciliaires ou grâce aux contractions péristaltiques du tube digestif.

Digestion intracellulaire

La digestion intracellulaire est générale chez les Protozoaires et les Éponges. Chez les Éponges, les choanocytes qui tapissent la paroi de la cavité gastrique phagocytent les particules organiques qui viennent à leur contact, mais ils ne les digèrent pas complètement. Les particules sont reprises par des cellules mobiles présentes dans la mésoglée, les *amibocytes,* qui terminent la digestion. Le caractère incomplet de la dégradation effectuée dans les choanocytes s'explique plus par un manque de temps que par une déficience en enzymes : en effet, les choanocytes ont des activités enzymatiques huit à quinze fois plus fortes que celles des amibocytes.

Digestion intracellulaire couplée à une digestion extracellulaire

Les digestions intra- et extracellulaire coexistent chez tous les Cnidaires et Cténaires et fréquemment chez les Plathelminthes, les Némertes, les Kamptozoaires, les Brachiopodes, les Mollusques Lamellibranches et Gastéropodes.

Chez les Cnidaires et les Plathelminthes, la digestion extracellulaire est le fait d'enzymes protéolytiques qui sont libérées dans la cavité gastrique par les cellules digestives ; les lipases et les amylases restent intracellulaires. Cela explique la rapidité avec laquelle ces animaux peuvent désorganiser leurs proies (en 4 heures une hydre réduit en morceaux une daphnie), alors qu'ils sont incapables de dégrader le glycogène et les lipides ; ceux-ci doivent être phagocytés pour être digérés. La digestion extracellulaire des protéines n'est cependant pas complète : il a été impossible de mettre en évidence des acides aminés dans la cavité gastrique ; en outre, une activité « phosphatase acide » importante (signe de digestion intense) apparaît dans les cellules digestives peu de temps après un repas.

Chez les Lamellibranches, la digestion extracellulaire est le fait des enzymes libérées par la *tige cristalline,* baguette formée de mucoprotéines et d'enzymes, sécrétée par les tissus du cæcum dérivé de l'estomac. Cette tige dépasse dans la lumière de celui-ci et tourne sur elle-même (à une vitesse de 60 à 70 tours/minute chez les larves d'huître) sous l'action des cils qui tapissent le cæcum. Elle a plusieurs fonctions : par son mouvement de rotation, elle accélère la pénétration dans l'estomac du cordon muqueux contenant les particules alimentaires (celui-ci a tendance à s'enrouler comme le ferait une corde autour d'un treuil) ; elle écrase avec son extrémité libre certaines particules contre le bouclier gastrique (partie de l'estomac cuticularisée) ; elle agite avec son extrémité libre le liquide gastrique, remettant en suspension les particules organiques (le pH acide de la baguette cristalline et de l'estomac favorise cette action en rendant le mucus fluide) ; enfin, elle libère des enzymes (amylases, cellulases, lipases) en dissolvant son extrémité dans le liquide gastrique. La digestion intracellulaire est assurée par les glandes digestives et les amibocytes. Les particules sont guidées vers les canaux des glandes par des mouvements ciliaires. Des mouvements analogues les entraînent jusqu'aux cellules, qui les phagocytent. Des amibocytes, cellules mobiles, pénètrent dans la lumière du tube digestif et phagocytent les particules organiques, que leur grande taille empêche de pénétrer dans les canaux des glandes digestives.

Digestion extracellulaire

La digestion extracellulaire se rencontre chez les Annélides, les Nématodes, certains Mollusques et la plupart des Arthropodes.

Les Annélides ne possèdent pas de glandes annexes ; les enzymes sont produites par l'épithélium intestinal.

La plupart des Mollusques Gastéropodes macrophages ont une digestion extracellulaire. La nourriture est broyée une première fois par la radula et une deuxième fois par le gésier. La digestion commence dès le jabot, sous l'action des enzymes provenant des glandes salivaires et de la glande digestive, et se continue dans le gésier puis dans l'estomac. La fin de la digestion et l'absorption se font dans la glande digestive. Les déchets sont agglomérés au niveau de l'estomac par les sécrétions muqueuses qui proviennent du cæcum (tube aveugle débouchant dans l'estomac) et évacués par l'intestin.

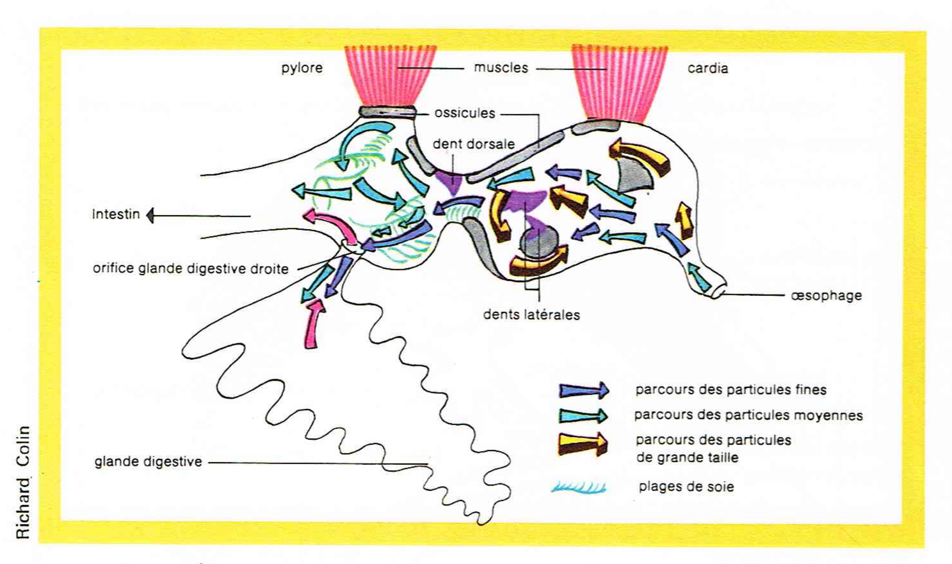
Chez les Mollusques Céphalopodes, les aliments sont broyés une première fois par les mâchoires, puis à nouveau dans l'estomac grâce aux contractions violentes des parois. Les enzymes sont produites par les glandes digestives « pancréatiques » et « hépatiques ». Le suc « pancréatique » participe à la digestion primaire, qui s'effectue dans l'estomac, alors que le suc « hépatique » participe à la digestion secondaire, qui a lieu dans le cæcum

A
estomac
bouclier gastrique
œsophage
tige cristalline
gouttière ciliée
glande digestive
caecum contenant la tige cristalline
intestin
fibres musculaires
cils
B
diverticules digestifs
C
vers les diverticules digestifs
partie inhalante de la glande digestive
vers l'estomac
partie exhalante du tubule de la glande digestive
sphère des déchets
Richard Colin

▲ Appareil digestif de Lamellibranche ; A, schéma de la circulation probable des particules alimentaires dans l'estomac et les diverticules digestifs ; B, coupe transversale d'un tubule de la glande digestive ; C, schéma de la circulation probable des fluides et des particules alimentaires dans les diverticules digestifs.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



▲ *Représentation schématique du « moulin gastrique » d'un Crustacé Décapode.*

spiral. L'absorption se fait dans la partie distale de cet organe. Les déchets sont enrobés dans du mucus produit par la partie proximale du même organe, extraînés vers l'intestin par des mouvements ciliaires et évacués au dehors par l'anus.

Chez les Crustacés supérieurs, l'estomac est transformé en organe complexe : le *moulin gastrique*. Celui-ci est formé de deux chambres : une chambre antérieure — le *cardia* — qui contient des dents et assure un broyage secondaire de la nourriture, le broyage primaire étant effectué par les pièces buccales; une chambre postérieure — le *pylore* — organe tapissé de soies et de cils. Les particules organiques qui pénètrent dans le pylore (les grosses particules ne passent pas car des soies placées entre le cardia et le pylore les en empêchent) sont triées en fonction de leur taille; les plus fines sont aspirées dans les tubules des glandes digestives (elles sont en communication avec le pylore), alors que celles qui ont une taille moyenne sont broyées entre des rangées de soies ou entraînées dans l'intestin qui fait suite au pylore. L'absorption se fait dans la glande digestive.

Chez les Insectes, les glandes digestives sont réduites aux seules glandes salivaires. La digestion commence le plus souvent dès le jabot (quand il existe), où la nourriture macère un certain temps en présence des enzymes des glandes salivaires; elle se continue dans l'intestin moyen, parfois après un broyage secondaire des aliments dans un gésier (fréquent chez les macrophages). Les enzymes sont produites par les glandes salivaires et par l'épithélium du mésentéron et des cæcums qui se trouvent dans sa région antérieure. Il n'y a pas d'estomac. L'absorption a lieu dans l'intestin moyen; elle peut se faire par zones spécialisées *(Dysdercus koenigii, Lucilia sericata)*.

Les enzymes digestives

La digestion extracellulaire n'est possible que dans le cas où le tube digestif tout entier ou certains organes (glandes « hépatiques » et « pancréatiques » des Céphalopodes, glandes salivaires) libèrent des enzymes dans leur lumière. La sécrétion et la libération de ces composés peut être continue ou commandée par la prise de nourriture. Ainsi, chez le calmar, si la sécrétion des enzymes est continue, il n'en est pas de même pour leur libération : le suc « pancréatique » (stocké dans le cæcum spiral) n'est déversé dans l'estomac qu'au moment où l'animal ingurgite une proie, et le suc « hépatique » (stocké dans la glande hépatique) ne s'écoule dans le cæcum spiral qu'au moment où les aliments (en provenance de l'estomac) y arrivent.

La régulation des sécrétions enzymatiques est un phénomène encore mal connu chez les Invertébrés. Il semble que la nourriture puisse déclencher directement un cycle de sécrétions chez les cellules de l'épithélium intestinal; le système nerveux intervient aussi : chez les calmars, les déversements respectifs des sucs « pancréatiques » et « hépatiques » dans l'estomac et le cæcum spiral sont sous la dépendance du ganglion gastrique.

L'émission d'enzymes dans la lumière intestinale ne permet pas à elle seule une digestion extracellulaire; il faut, en plus, que le pH soit ajusté à des niveaux qui permettent aux enzymes d'agir. En général, le tube digestif antérieur a un pH interne voisin de la neutralité, le tube digestif moyen un pH plus acide, et l'intestin postérieur un pH plus basique. Chez *Mya arenaria* (Lamellibranche) on observe les taux de pH suivants : œsophage, 6,6; estomac et glandes digestives, 5,7-5,8; tige cristalline, 4 4; intestin moyen, 6,2; rectum, 6,9.

Enzymes permettant la dégradation des hydrates de carbone (sucres)

Toutes les enzymes qui dégradent les sucres chez les Vertébrés ont été retrouvées chez les Invertébrés. Ces derniers cependant possèdent une panoplie enzymatique beaucoup plus complète, qui permet, entre autres, la dégradation des parois cellulaires végétales. Les enzymes responsables de ces digestions particulières sont distribuées au hasard des groupes et des espèces.

Cellulases

Les cellulases permettent la dégradation de la cellulose en molécules de β glucose. On les trouve chez le taret (Lamellibranches) et *Limnoria* (Isopodes), animaux qui vivent dans les bois flottants, ainsi que chez *Ctenolepisma,* Insecte Thysanoure qui se nourrit de détritus. Dans certains cas, la digestion n'est pas effectuée par l'Insecte lui-même mais par les micro-organismes qu'il abrite (c'est le cas chez les termites, les blattes et les Coléoptères Lamellicornes).

Alginases

Les alginases permettent la dégradation des polysaccharides qui entrent dans la constitution des parois cellulaires des Algues. On les trouve chez des Mollusques marins. Elles sont toujours très spécifiques.

Pectinases

On les observe chez les Hémiptères Aphididés et Pentatomidés (pucerons et punaises des bois).

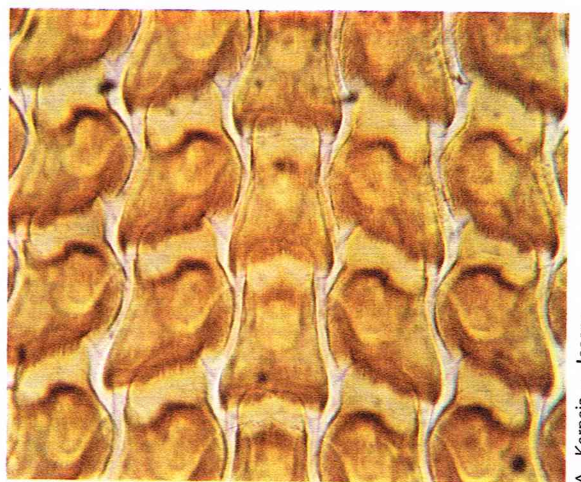
Chitinases

Les chitinases permettent la dégradation de la chitine en molécules d'acétyl D-glucosamine. Elles sont caractéristiques du liquide de mue des Arthropodes; il est possible de les trouver dans l'intestin de l'escargot et du ver de terre.

Enzymes protéolytiques permettant la dégradation des protéines

Les Invertébrés possèdent deux types d'**endopeptidases** (enzymes s'attaquant aux liaisons intramoléculaires des protéines). Les unes ont une activité optimale en milieu basique (pH : 7-9) et s'apparentent à la *trypsine;* les autres l'ont en milieu légèrement acide (pH : 4-6,5) et s'apparentent aux *cathepsines* (endopeptidases intracellulaires des Vertébrés).

Les Invertébrés ne possèdent aucune endopeptidase ayant une action comparable à la *pepsine*. Ils possèdent, en plus, des **peptidases** (enzymes qui agissent sur l'extrémité des chaînes polypeptidiques) : des *carboxy-peptidases,* des *amino-peptidases* et des *dipeptidases.* Elles agissent à des pH très variables. Les dipeptidases et les amino-peptidases semblent être sécrétées par les



▶ *Région moyenne de la radula d'un Mollusque Gastéropode Pulmoné.*

mêmes tissus, alors que les carboxypeptidases le sont séparément.

Certains Insectes possèdent des enzymes qui leur permettent de s'attaquer à des scléroprotéines : des **kératinases** chez les Dermestidés et *Tinolea*, des **collagénases** chez le Nématode parasite *Strongyloides* et chez la mouche *Lucilia sericata*.

Enzymes permettant la dégradation des lipides

Les Invertébrés possèdent les enzymes habituelles : **lipases** qui hydrolysent les esters d'acide gras à longue chaîne, **estérases** qui hydrolysent les esters d'acide de faible poids moléculaire. Certains Insectes, comme *Galleria melonella*, possèdent des systèmes enzymatiques leur permettant de dégrader la cire d'abeille.

Besoins nutritionnels des Invertébrés

Les besoins nutritionnels des Invertébrés n'ont pu être définis avec précision que chez certains Insectes. En effet, toute étude à ce sujet demande la réalisation de milieux nutritionnels définis qui doivent être acceptés par les animaux étudiés. De tels milieux, réalisables pour les animaux terrestres, le sont beaucoup moins pour les animaux aquatiques ; c'est pourquoi, dans de nombreux cas, il a fallu se contenter d'étudier les liens trophiques entre les animaux et leurs milieux de vie.

Besoins communs à tous les Invertébrés

Ces besoins sont les suivants :

— des *éléments minéraux :* P, Mg, S, Ce, Fe, K, Na, etc. ;

— de l'*oxygène ;*

— du *carbone*, qui provient avant tout des sucres ; les Insectes présentent de grandes variations quant à l'utilisation des sucres simples ;

— de l'*azote*, qui provient des protéines, des polypeptides et des acides aminés ; dix de ces derniers sont essentiels : l'arginine, l'histidine, l'isoleucine, la leucine, la lysine, la méthionine, la phénylalanine, la thréonine, le tryptophane et la valine ;

— des *vitamines du groupe B*, qui se montrent toutes plus ou moins essentielles, à l'exception de l'acide ascorbique (il semble que ce composé ne soit indispensable qu'au criquet *Schistocerca gregaria*).

Besoins particuliers à certains Invertébrés

Il s'agit des éléments suivants :

— des *sels minéraux :* le fer (Invertébrés contenant de l'hémoglobine), le cuivre (Invertébrés contenant de l'hémocyanine), le calcium (Invertébrés à squelette calcaire : Éponges, Coraux, Mollusques, Crustacés) et le silicium (animaux à squelette siliceux : Protozoaires, Éponges) ;

— des *acides aminés :* la cystine *(Aedes aegypti)*, la glycine (Diptères), la proline *(Blattella germanica* et *Phormia regina) ;*

— les *vitamines A* et le β *carotène*, qui conditionnent la pigmentation de nombreux Crustacés et Insectes ;

— les *vitamines E* ou l'α *tocophérol*, permettant le développement du Crustacé *Daphnia magna* et la reproduction des Insectes *Acheta domestica* et *Agria affinis ;*

— l'*inositol*, nécessaire au seul Insecte *Ephestia ;*

— la *choline*, composé important qui entre dans la constitution des phospholipides (lécithines) ; il semble que tous les Insectes sur lesquels elle a été testée en absence de phospholipides ne puissent pas s'en passer ; cette dépendance est à rattacher à l'inaptitude que montrent ces animaux à la fabriquer à partir de la méthionine ;

— la *carnitine*, indispensable à tous les Insectes granivores de la famille des Ténébrionidés ;

— des *acides gras :* seul l'acide linoléique semble indispensable à la croissance de certains Insectes ;

— des *stérols :* les besoins en stérols des Invertébrés n'ont été étudiés que dans le groupe des Insectes ; ceux-ci ne synthétisent pas le cholestérol, molécule indispensable comme constituant des membranes et comme précurseur de l'ecdysone ; ils le reçoivent de leur nourriture. Celle-ci cependant ne contient pas toujours une quantité suffisante de ce stérol (cas des plantes pour les Insectes phytophages) ; il peut alors être remplacé, dans une certaine mesure, par des « phytostérols », stérols en C_{28} ou C_{29}, dont la molécule a une structure comparable à celle du cholestérol : OH en 3, molécule plane, insaturation en 5-6. L'utilisation de ces stérols est liée à la particularité qu'ont ces animaux de les transformer en cholestérol.

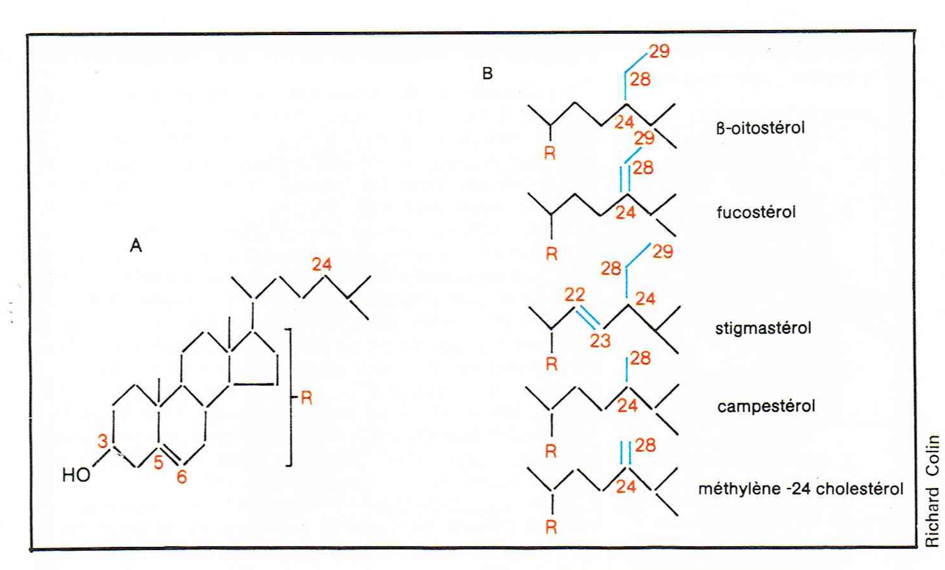
Alors que certains Insectes *(Drosophila melanogaster, Tenebrio molitor, Bombyx mori)* ont un spectre large d'utilisation des stérols, d'autres *(Dermestes vulpinus)* présentent des besoins stricts en cholestérol. Cependant, chez ces derniers, l'apport de phytostérols exogènes fait baisser de 95 % leurs besoins en cholestérol. Ce phénomène, appelé *sparing effect* (effet d'épargne), joue un rôle important dans la nutrition des Insectes phytophages (les plantes contiennent, le plus souvent, des traces de cholestérol).

L'intervention des stérols dans la nutrition des autres Invertébrés n'a pas encore été étudiée, mais il est possible de prévoir un certain nombre de réponses puisque leurs aptitudes à synthétiser le cholestérol à partir de l'acétate ou des phytostérols sont plus ou moins bien connues.

Tous les Arthropodes devraient se retrouver dans la même situation que les Insectes puisqu'ils sont incapables de synthétiser le cholestérol à partir de l'acétate et aptes à transformer les phytostérols en cholestérol. La situation dans les autres groupes d'Invertébrés est beaucoup plus confuse car coexistent dans les mêmes groupes des animaux réalisant la biosynthèse du cholestérol et d'autres ne l'effectuant pas. Il existe même des Invertébrés qui biosynthétisent le cholestérol à partir de l'acétate et à partir des phytostérols *(Patella vulgata)*. Tout cela nous amène à penser que les Annélides, les Mollusques, les Échinodermes, etc., ont des besoins moins stricts en cholestérol.

Composés inutiles aux Invertébrés

Ce sont la *vitamine D* et la *vitamine K*.



EXOPEPTIDASES (= peptidases)
aminopeptidase
carboxypeptidase
$H_2N-CH-CO$ — $HN-CH_2-CO$ — $HN-CH-COOH$
leucine
glycine
tyrosine
ENDOPEPTIDASES (= protéinases)
pepsine
chymotrypsine
trypsine
$-HN-CH-CO$ — $HN-CH-CO$ — $NH-CH_2-CO-NH-CH-CO$ — $NH-$
(glycine)
acide glutamique ou acide aspartique
tyrosine ou phénylalanine
lysine ou arginine
Richard Colin

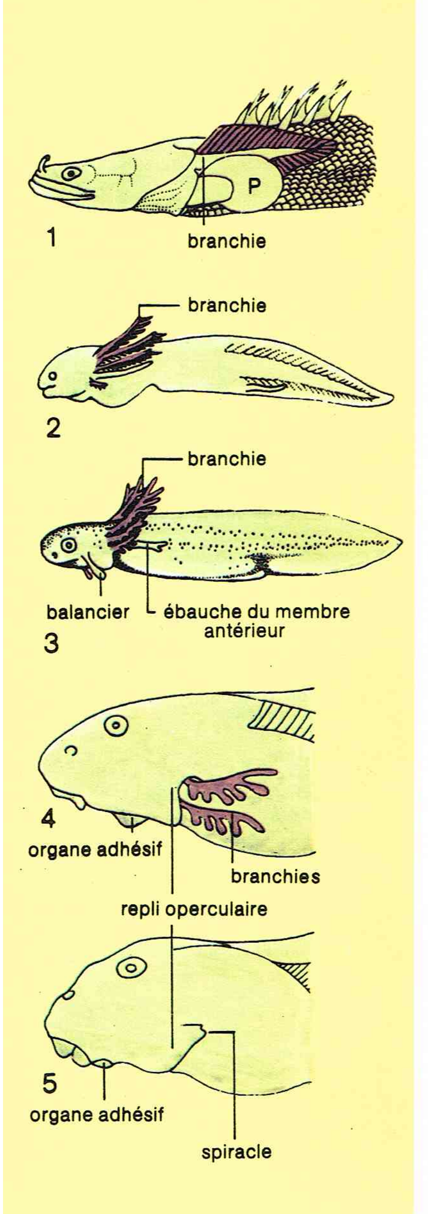
▲ ***En haut, schéma de l'utilisation des stérols par les Insectes : les numéros en rouge indiquent les détails de structure importants ; les liaisons en bleu indiquent les éléments qui doivent être dégradés ou modifiés par les Insectes pour l'obtention de cholestérol ; A, cholestérol ; B, principaux « phytostérols » permettant la croissance des Insectes. En bas,* enzymes protéolytiques extracellulaires *présentes chez les animaux ; les enzymes encadrées sont présentes chez les Invertébrés.***

Appareil respiratoire et respiration chez les Vertébrés

La respiration est l'ensemble des mécanismes qui permettent à l'organisme de prélever, dans le milieu extérieur, l'oxygène dont il a besoin et d'éliminer le gaz carbonique résultant de son métabolisme. Le sang transporte ces gaz entre les organes et la surface d'échange avec le milieu extérieur.

C'est toujours à travers une solution aqueuse que se fait la diffusion gazeuse. Les échanges avec le milieu ne peuvent donc s'effectuer qu'à travers une membrane fine, humide et, bien entendu, richement vascularisée. L'énorme surface de contact direct de la peau avec le milieu extérieur peut lui permettre de jouer un tel rôle, à la condition que l'épiderme demeure mince et que ses cellules superficielles ne s'altèrent pas : c'est le cas chez les Cyclostomes, les Poissons et les Amphibiens, chez lesquels la respiration cutanée peut être importante ; ce phénomène est bien connu chez l'anguille, mais l'exemple le plus net est fourni par les Amphibiens.

Avec l'augmentation de la taille d'un organisme, la surface externe ne s'accroît pas dans les proportions de son volume, c'est-à-dire de la masse tissulaire consommatrice d'O_2, et les risques de destruction deviennent importants. Ce sont alors des régions spécialisées de la surface du corps qui possèdent cette structure membranaire fine et vascularisée permettant les échanges. Ces surfaces spécialisées forment l'appareil respiratoire, qui se présente sous deux grands types structuraux : les *branchies* et les *poumons*, respectivement adaptés à la respiration dans les milieux aquatique et aérien. Tous deux dérivent du pharynx.



▼ **Branchies externes** ***larvaires : 1, larve de polyptère (d'après Dean) ; 2, larve de protoptère (d'après Budgett) ; 3, larve d'ambystome*** **(axolotl)** ***[d'après Witschi] ; 4 et 5, larves de grenouille rousse (4, début de recouvrement par le repli operculaire ; 5, recouvrement achevé) [d'après Beaumont].***

Richard Colin



Sources d'oxygène

Air atmosphérique

La composition de l'air atmosphérique, constante, est la suivante : O_2, 21 % ; CO_2, 0,003 % ; N_2, 78 % ; gaz rares, 1 %. Au niveau de la mer, la pression partielle d'oxygène (pO_2) est de 159 mm Hg pour un air sec $\frac{(760 \times 21)}{100}$. En fait, en tenant compte de la teneur de l'air en vapeur d'eau, on admet une valeur moyenne de 155 mm Hg.

Si en altitude la composition de l'air reste la même, par contre la pO_2 diminue : par exemple, à 5 000 m, elle n'est plus que de 88 mm Hg.

Oxygène des eaux douces et marines

La solubilité d'un gaz dans un liquide dépend de leurs natures respectives. Elle s'exprime par un coefficient de solubilité (pourcentage du volume du liquide, température déterminée et pression de 760 mm Hg). A 15 °C, le coefficient de solubilité de l'O_2 dans l'eau pure est de 3,5 % (soit 35 ml d'O_2 dans un litre d'eau). Ce coefficient varie en sens inverse de la température : les eaux froides sont plus riches en oxygène que les eaux chaudes. La quantité de gaz dissoute est proportionnelle à la pression partielle de ce gaz.

Dans les milieux aquatiques, l'O_2 provient essentiellement de l'atmosphère.

Eaux douces

A leur surface, au contact de l'atmosphère et donc en équilibre avec lui, la pO_2 est de 155 mm Hg. A 15 °C, cela correspond à 0,72 % d'O_2 dissous $\frac{(3,5 \times 155)}{760}$, soit environ 30 fois moins que dans un même volume d'air. L'O_2 gagne la profondeur par une diffusion très lente mais surtout par les brassages que réalisent les mouvements d'une eau courante ou, pour une étendue d'eau stagnante, les courants verticaux provoqués par les vents ou les différences de température entre les couches superposées.

Eaux marines

Leur salinité entraîne une diminution de la solubilité de l'O_2, qui, à 15 °C, n'est plus que de 0,58 %. Par comparaison avec celles que l'on trouve dans l'air, les quantités d'O_2 disponibles en milieu aquatique sont faibles. A besoins en O_2 égaux à ceux des animaux terrestres, les animaux aquatiques doivent brasser à travers leur appareil respiratoire des volumes beaucoup plus grands d'un fluide plus lourd et plus visqueux que l'air.

Respiration et organes respiratoires des embryons

Avant la différenciation des organes respiratoires de la larve ou de l'adulte, la respiration est assurée de façon variée. Une respiration par simple diffusion entre le milieu environnant et les blastomères est la règle pour les premiers stades embryonnaires de tous les Métazoaires.

Ultérieurement, ce sont les vaisseaux vitellins, apparus les premiers à la face ventrale de l'archentéron (œufs hétérolécithes des Amphibiens) ou dans le feuillet mésoblastique de la paroi du sac vitellin (œufs télolécithes des Poissons et des Amniotes), qui sont utilisés pour les échanges respiratoires. Chez les Amniotes, une « respiration allantoïdienne » prend rapidement le relais et persiste jusqu'à la naissance. Les vaisseaux allantoïdiens colonisent le chorion, accolé à la coquille poreuse chez les Reptiles et les Oiseaux ou à la muqueuse utérine chez les Mammifères Euthériens.

Respiration cutanée

Chez certains organismes adultes à dispositifs respiratoires spécialisés (branchies ou poumons), la respiration cutanée peut cependant jouer un rôle fondamental. En 1973, Shield et Bentley en ont fait la démonstration chez les Amphibiens. Leur expérimentation a porté sur cinq espèces :

— deux Urodèles aquatiques néoténiques ; l'un, *Necturus maculosus,* possède des branchies externes très développées et des poumons discrets, dont l'importance physiologique semble négligeable ; l'autre, *Siren lacertina,* à branchies externes discrètes, remonte périodiquement en surface pour respirer ;

— trois Anoures ; l'un aquatique, *Xenopus laevis,* l'autre amphibie, *Rana pipiens,* et le troisième, terrestre de grande taille, *Bufo marinus.*

Une première série d'expériences consiste à immerger les animaux dans de l'eau à 20 °C, dont on peut faire varier la pO_2 externe. Pour une pO_2 normale (140 à 156 mm Hg) aucune modification de la consommation d'oxygène n'est observée chez *Necturus* et *Rana,* alors qu'elle est diminuée de moitié par rapport à la normale chez *Siren, Bufo* et *Xenopus.* Pour faire la part de la respiration cutanée chez *Siren* et *Necturus,* on effectue la ligature de leurs branchies : chez *Siren,* aucune modification ne s'ensuit, alors que la consommation chute de 40 % chez *Necturus.* Toutes ces espèces, excepté *Bufo,* peuvent survivre plus de 24 heures dans de telles conditions. La respiration cutanée permet donc à de nombreuses espèces une survie immédiate dans des conditions où l'immersion est temporairement imposée. Si la pO_2 externe diminue, la consommation d'oxygène diminue presque linéairement chez toutes les espèces ; toutefois, chez *Necturus,* cela se produit uniquement après la ligature des branchies. Chez l'animal à branchies intactes, la consommation décroît lentement jusqu'à une pO_2 voisine de 60 mm Hg, plus brutalement ensuite. Ce phénomène évoque la régulation de la consommation d'O_2, dans les mêmes conditions, chez les Poissons. Une exception se rencontre dans ce groupe chez *Opsanus tau,* chez lequel la consommation d'oxygène décroît linéairement avec la pO_2 externe. Or, ce Poisson possède, exceptionnellement, une surface branchiale très réduite.

Si, après une période d'anoxie, on réoxygène l'eau, aucune modification de la vitesse d'absorption de l'oxygène ne se produit chez *Siren, Rana* et *Xenopus.* Chez *Necturus,* au contraire, un effet compensateur est immédiatement observé ; l'absorption est alors très supérieure à la normale. Cet effet disparaît avec la ligature des branchies.

L'ensemble de ces observations suggère que, si la respiration cutanée est fondamentale, sa régulation, contrairement à celle de la respiration branchiale, est de peu d'amplitude. Chez *Siren* et *Necturus,* genres à branchies ligaturées, une diminution de 50 % de la pO_2 provoque une diminution de 40 % de l'absorption d'oxygène. Cette faible régulation pourrait être liée à la vasodilatation des vaisseaux cutanés.

Une deuxième série d'expériences consiste à maintenir les animaux en milieu aérien et, ensuite, à bloquer leurs

mouvements respiratoires par injection de gallanine dans un sac lymphatique dorsal. Placé en milieu aérien, *Necturus* réduit sa consommation d'O_2 de 40 % par rapport à la normale en milieu aquatique; le traitement à la gallanine n'apporte aucune modification. Les poumons n'ont donc pas d'importance physiologique appréciable, et la réduction de l'absorption correspond au non-fonctionnement des branchies. Grâce à sa respiration cutanée, l'animal peut survivre plusieurs jours en milieu aérien humide. Ainsi, *Siren* voit sa consommation d'oxygène doubler par rapport à l'immersion; le blocage de la ventilation pulmonaire la réduit à nouveau de 50 %. Chez cette espèce néoténique aquatique, les poumons ont donc une grande importance physiologique. L'animal peut survivre plusieurs jours hors de l'eau et semble capable, comme l'anguille, de changer de domaine aquatique en passant par la terre ferme. Chez *Rana*, la consommation est la même que chez l'animal immergé et n'est pas modifiée par la gallanine. Chez *Bufo* et *Xenopus*, la consommation double par rapport à l'immersion et n'est pas modifiée par le blocage de la ventilation.

Chez toutes les espèces, en milieu aérien, l'absorption cutanée permet d'assurer au moins le métabolisme basal. En milieu aérien comme en milieu aquatique, la respiration cutanée permet la survie de l'animal. Toutefois, sa faible capacité de régulation, liée à la vaso-dilatation cutanée et à la surface relative de la peau (les espèces de petite taille comme *Rana pipiens* étant plus favorisées), ne permet pas de faire face aux besoins requis pour mener une activité normale ou intense. Selon l'espèce, c'est la respiration branchiale ou la respiration pulmonaire (aux mécanismes régulateurs amples mais mal connus) qui permet une telle activité.

La possession d'une peau fine et perméable est une des particularités des Amphibiens. Ces animaux ont permis le passage de la vie aquatique à la vie aérienne; la base de leur réussite évolutive semble être l'utilisation de la peau comme surface d'échanges respiratoires. Les potentialités d'un tel système sont démontrées chez un groupe d'Urodèles terrestres actuels, apneumones, les Pléthodontidés.

Respiration branchiale

Les organes typiques de la respiration en milieu aquatique sont les branchies.

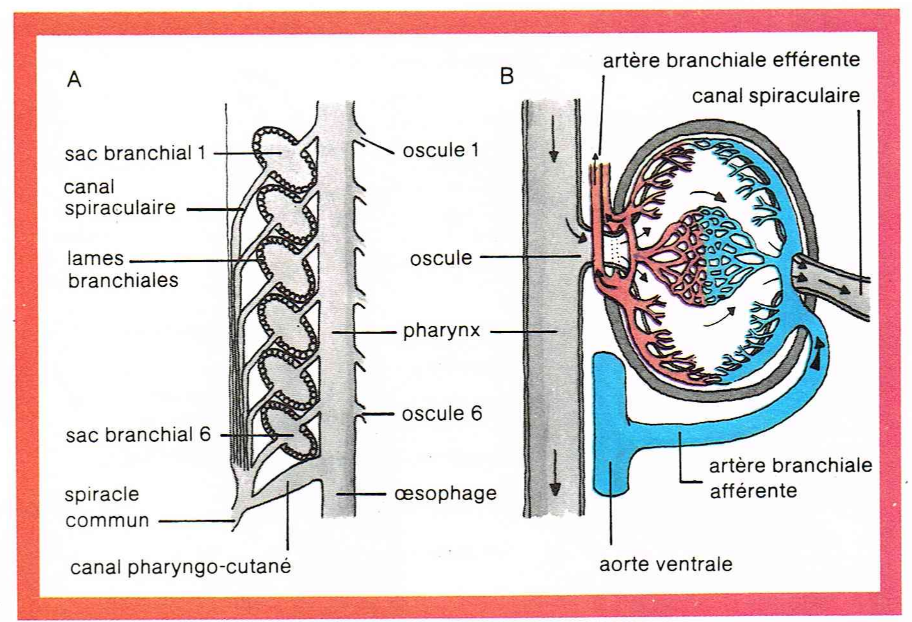
Branchies externes

Les plus simples des branchies sont externes; elles ne sont présentes chez les Vertébrés que chez les larves d'Amphibiens et de certains Poissons.

Elles se développent, chez l'embryon, avant le percement des fentes branchiales à partir de bourgeons épiblastiques, au niveau des arcs squelettiques viscéraux. Chaque branchie, généralement pennée, est vascularisée par des rameaux des arcs aortiques correspondants. Le renouvellement de l'eau peut être assuré par les battements d'une ciliature dense qui recouvre l'épithélium et par les mouvements propres des branchies, dus au développement de fibres musculaires dans l'axe branchial mésenchymateux.

Chez les Poissons, ces branchies se rencontrent sous forme d'une paire hyoïdienne chez les Brachioptérygiens (polyptère), de quatre paires hyoïdienne et branchiales chez les Dipneustes *Lepidosiren* et *Protopterus*.

Des branchies externes, bipennées, se développent sur les trois premiers arcs branchiaux des larves d'Urodèles et d'Anoures. Chez ces derniers, un repli operculaire se soulève peu après l'éclosion, à partir de l'épiderme ventral de l'arc hyoïdien; il s'étend vers l'arrière et recouvre les branchies externes; il se soude à la paroi du corps, ne laissant qu'une ouverture ventrale ou latérale gauche, improprement appelée « spiracle ». Ce repli operculaire délimite deux sacs branchiaux, qui communiquent alors avec le pharynx par les quatre paires de fentes branchiales qui se sont percées. Les branchies externes régressent et sont remplacées par une deuxième génération de branchies formées à partir d'épaississements épiblastiques ventraux des arcs, les plaques branchiales. Cette origine permet de les définir comme de véritables branchies externes qui persisteront durant toute la vie larvaire. A la métamorphose, les fentes branchiales s'oblitèrent, les branchies dégénèrent et les poumons s'accroissent. Comme nous l'avons vu, certains Urodèles peuvent conserver toute leur vie les fentes branchiales et les branchies externes (Pérennibranches), tout en ayant la capacité de se reproduire sexuellement (néoténie).



Richard Colin

▲ **Branchies *(internes)* en bourses *des Agnathes; A, coupe frontale du pharynx d'une myxine; B, sac branchial et sa vascularisation, principe du contre-courant (d'après Jensen).***

Branchies internes

Le pharynx embryonnaire s'évagine en poches viscérales entoblastiques entre les arcs viscéraux du splanchnocrâne. Ces poches s'ouvrent à l'extérieur par des fentes viscérales et développent, chez les Vertébrés inférieurs aquatiques, des replis lamellaires irrigués par les arcs aortiques.

La structure de ces branchies internes consiste en une série de lames superposées d'où partent deux rangées de lamelles épithéliales vascularisées. Un courant d'eau du pharynx vers l'extérieur renouvelle continuellement l'oxygène à leur niveau. En ce qui concerne l'oxygénation du sang, le système fonctionne sur le principe du contre-courant : le sang, à l'intérieur de la bourse branchiale elle-même chez les Agnathes, à l'intérieur des lamelles branchiales chez les Poissons, circule en sens inverse du courant d'eau. Le sang branchial s'équilibre du point de vue gazeux avec l'eau qui arrive aux branchies et non avec l'eau qui les quitte. Chez la truite par exemple, l'appareil branchial arrive à retenir jusqu'à 80 % de l'oxygène contenu dans l'eau inspirée.

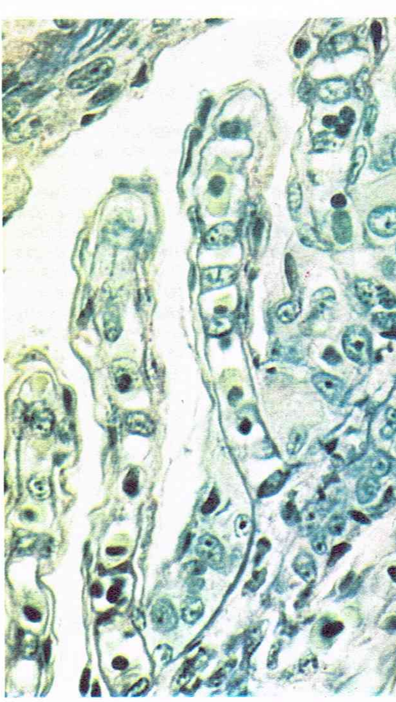
Branchies en bourses des Agnathes

Les poches pharyngiennes deviennent sphériques et s'ouvrent chacune dans le pharynx, par un orifice interne, ou *oscule*, et à l'extérieur, par un orifice externe, ou *spiracule*. Les parois se soulèvent en une vingtaine de lames branchiales, qui développent à leur tour des replis secondaires, les lamelles branchiales où s'effectue l'hématose. Dans le genre *Myxine*, les spiracules s'étirent en canaux qui confluent vers l'arrière en un spiracule commun, ouvert à l'extérieur, en arrière de la dernière poche branchiale. Le fonctionnement du pharynx des Agnathes a été décrit avec le tube digestif.

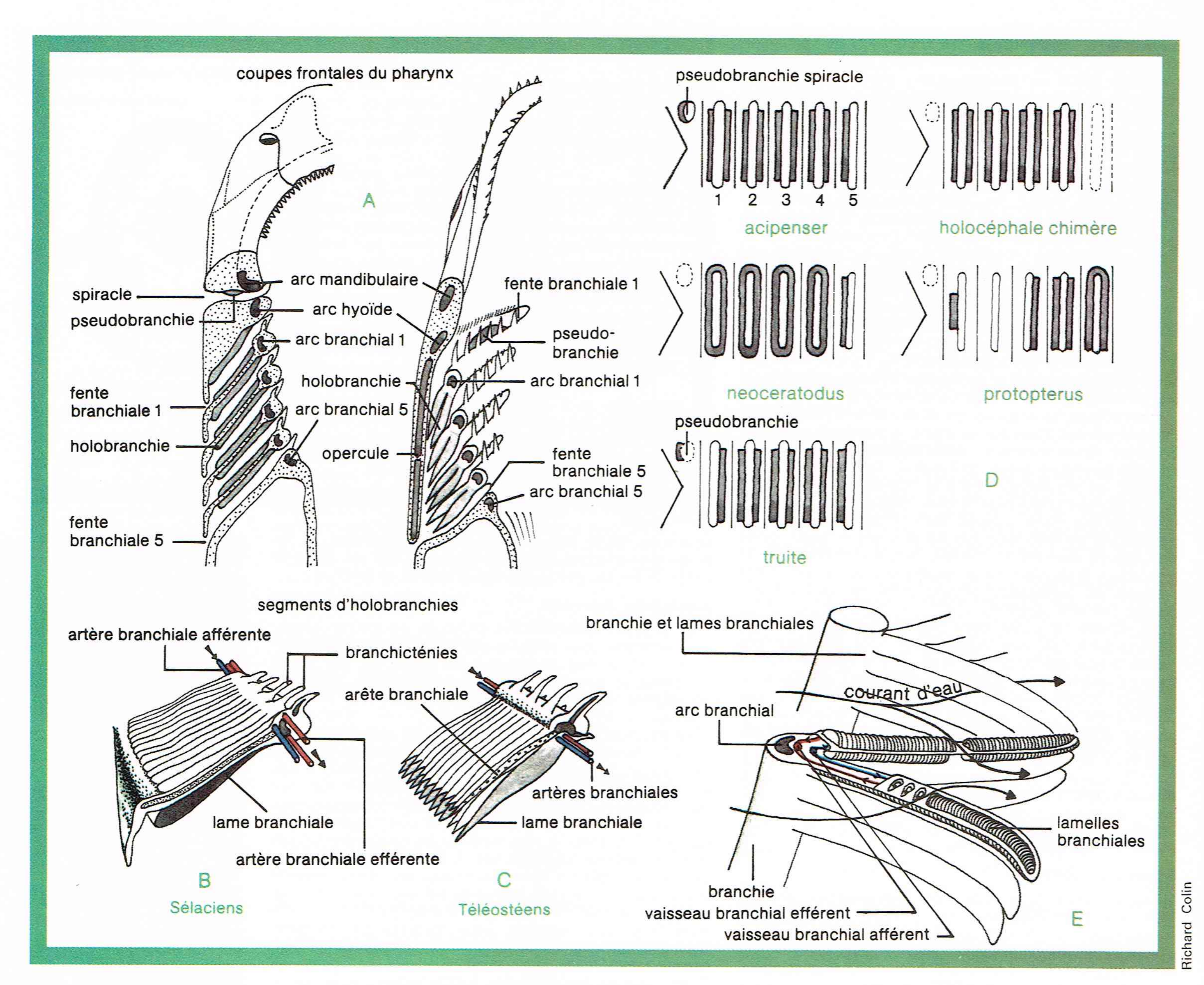
Branchies septales des Sélaciens

Les cloisons ou barres branchiales, qui séparent les poches branchiales embryonnaires, s'accroissent vers l'extérieur par le développement d'une cloison externe, ou *septum*. Ce dernier est soutenu par des rayons branchiaux articulés sur l'arc branchial du squelette viscéral. Il se rabat à l'extérieur en un clapet, qui peut fermer la fente branchiale suivante. Du côté pharyngien, l'épithélium se soulève en deux rangées de *branchicténies*, soutenues par du cartilage, qui filtrent l'eau. Des muscles striés se différencient et s'insèrent sur l'arc branchial. De part et d'autre du septum, l'épithélium entoblastique bourgeonne une série de lames branchiales perpendiculaires à l'arc squelettique. Ces lames bourgeonnent à leur tour des lamelles, où courent les capillaires sanguins issus d'une artère branchiale afférente venant de l'aorte ventrale. Le sang rejoint l'aorte dorsale par deux artères branchiales efférentes.

▼ **Lame branchiale *de Sélacien (embryon de roussette) portant des lamelles formées de cellules en pilastre, séparant les lacunes sanguines (érythrocytes) recouvertes par un mince épithélium branchial.***



G. Volle - préparation S. Busson-Mabillot



▲ ***Représentation schématique :***
A, coupes frontales du pharynx ;
B, branchies internes septales de Sélaciens ;
C, branchies internes operculées de Téléostéens ;
D, disposition schématique des branchies dans les principaux groupes de Poissons (d'après Romer) ;
E, oxygénation du sang, principe du contre-courant chez un Téléostéen (d'après Echalier et Van Dam).

L'ensemble des lames branchiales situées du même côté d'un septum constitue une *hémibranchie ;* les deux hémibranchies d'un septum forment une *holobranchie.*

Les fentes viscérales s'ouvrent en avant des arcs viscéraux correspondants. L'arc mandibulaire porte une hémibranchie à rôle respiratoire réduit. Cette *pseudobranchie* couvre la paroi antérieure de la fente hyoïdienne réduite au spiracle. L'appareil branchial proprement dit consiste en une hémibranchie hyoïdienne et quatre holobranchies branchiales. Signalons que *Hexanchus* (le griset) et *Heptranchias* (le perlon) possèdent respectivement six et sept arcs branchiaux, séparant autant de fentes branchiales.

Le redressement des arcs branchiaux, par contraction de leurs muscles, provoque, avec l'agrandissement de la cavité pharyngienne, un appel d'eau (par la bouche chez les requins, par le spiracle chez les raies). Dans le même temps, les clapets branchiaux obturent les fentes. La contraction de la cavité bucco-pharyngienne fait passer l'eau au travers des hémibranchies ; c'est alors que les clapets s'ouvrent.

Les Holocéphales ne possèdent que quatre fentes branchiales, très rapprochées et recouvertes par un repli cutané, le *faux opercule,* que soutiennent des rayons cartilagineux de l'arc hyoïde. Le septum branchial, réduit, n'est pas soutenu.

Branchies operculées des Ostéichthyens

Les lames branchiales, libres sur leur longueur, ne sont plus attachées à l'arc branchial que par leur base. Les lames sont soutenues par des arêtes branchiales cartilagineuses ou osseuses, tandis qu'un repli cutané, l'*opercule,* soutenu par des os operculaires en rapport avec l'arc hyoïde, délimite une chambre branchiale ouverte en arrière par la *fente operculaire,* ou *ouïe.* L'opercule joue le même rôle que les clapets branchiaux des branchies septales dans l'obturation des fentes branchiales. Comme dans une branchie septale, chaque arc squelettique est accompagné d'un nerf branchial (VII, IX et X), d'un arc aortique sous forme d'une artère branchiale afférente et d'une artère branchiale efférente, de muscles branchiaux striés et d'une ou deux rangées de branchicténies.

La répartition des branchies est très variable, mais les quatre holobranchies branchiales sont toujours développées et fonctionnelles, sauf chez les Dipneustes. Chez ceux-ci, le développement d'une respiration aérienne entraîne leur régression : si *Neoceratodus* a encore quatre holobranchies, *Lepidosiren* n'en a plus que trois et *Protopterus* deux.

L'analyse des mouvements respiratoires est délicate. Généralement, chez les Téléostéens par exemple, on admet l'existence d'un cycle en deux temps. Dans le premier temps, les fentes operculaires étant fermées, la cavité bucco-pharyngienne et les cavités branchiales se dilatent ; l'eau entre par la bouche et passe à travers les branchies. Dans le second temps, la contraction des cavités et l'ouverture des fentes operculaires permettent l'expulsion de l'eau.

Respiration pulmonaire

Comme nous l'avons vu, chez tous les Vertébrés, les poumons proviennent du développement d'un bourgeon ventral de l'entoblaste pharyngien, en arrière de la dernière paire de poches pharyngiennes. Au cours de ce développement, ce bourgeon bifurque très tôt et les deux ébauches s'allongent dans la cavité générale en refoulant la splanchnopleure. Celle-ci constituera la plèvre viscérale, accolée à la paroi externe du poumon. L'épithélium entoblastique va s'associer étroitement avec le mésenchyme splanchnique, détaché de la splanchnopleure, qui apporte avec lui des vaisseaux. L'épithélium bourgeonne dans ce mésenchyme des générations successives de culs-de-sac, dont les dernières forment les alvéoles à épithélium plat au travers duquel s'effectuent les échanges gazeux. Ce tissu d'origine complexe, ou *parenchyme,* reste mince chez les Dipneustes, les Amphibiens et beaucoup de Reptiles. Chez les Chéloniens, les Crocodiliens et les Mammifères, une prolifération tissulaire et alvéolaire engendre un poumon massif à surface respiratoire considérable. Le sang est amené au mésenchyme par une paire d'artères pulmonaires issue de la 6e paire d'arcs aortiques. Après hématose, il est repris par les veines pulmonaires qui débouchent dans la partie gauche de l'atrium, devenu oreillette gauche chez les Tétrapodes.

Les deux poumons peuvent déboucher directement dans l'œsophage antérieur par une fente commune, la *glotte,* pourvue d'un sphincter. Chez quelques Amphibiens, puis chez les Sauropsidés et les Mammifères, un système conducteur de l'air se différencie sous la forme d'une *trachée* impaire et de deux *bronches* plus ou moins ramifiées. Autour de la glotte, s'organise un *larynx,* dilatation trachéenne pourvue de soutiens squelettiques et de muscles.

Les poumons des Poissons

Six genres de Poissons actuels possèdent un appareil pulmonaire coexistant avec un appareil branchial. Ces Poissons appartiennent à des groupes anciens d'Ostéichthyens : les Dipneustes, les Brachioptérygiens et les Crossoptérygiens.

Les Dipneustes doivent leur nom à leurs poumons, longs sacs dont le droit s'ouvre dans l'œsophage par une courte « trachée » (le poumon gauche de *Neoceratodus* ne se développe pas). Deux ou trois générations de culs-de-sac alvéolaires se succèdent, comme dans le poumon des Tétrapodes inférieurs. Les artères pulmonaires sont issues des artères branchiales efférentes des arcs aortiques VI (exceptionnellement du V chez *Lepidosiren*). Le sang est ramené au cœur par une veine pulmonaire qui s'ouvre dans la moitié gauche de l'atrium cloisonné. Les Dipneustes vivent dans les marécages de régions où alternent saison sèche et saison des pluies. En saison des pluies, 80 % des besoins en oxygène seraient assurés par les poumons chez *Protopterus* et *Lepidosiren.* Chez *Neoceratodus,* qui ne sort jamais de l'eau des rivières australiennes, la respiration pulmonaire n'intervient que lors de la saison sèche, du fait de la pollution de l'eau par les matières organiques. Au cours de cette saison, la respiration pulmonaire assure seule la survie de *Protopterus* et *Lepidosiren;* les animaux creusent un terrier dans la boue et passent en léthargie.

Les Brachioptérygiens, *Polypterus* et *Calamoichthys,* des eaux douces d'Afrique équatoriale, ne quittent jamais le milieu aquatique. Leurs poumons, simples sacs à paroi interne lisse, ne sont utilisés qu'en eaux stagnantes appauvries en oxygène.

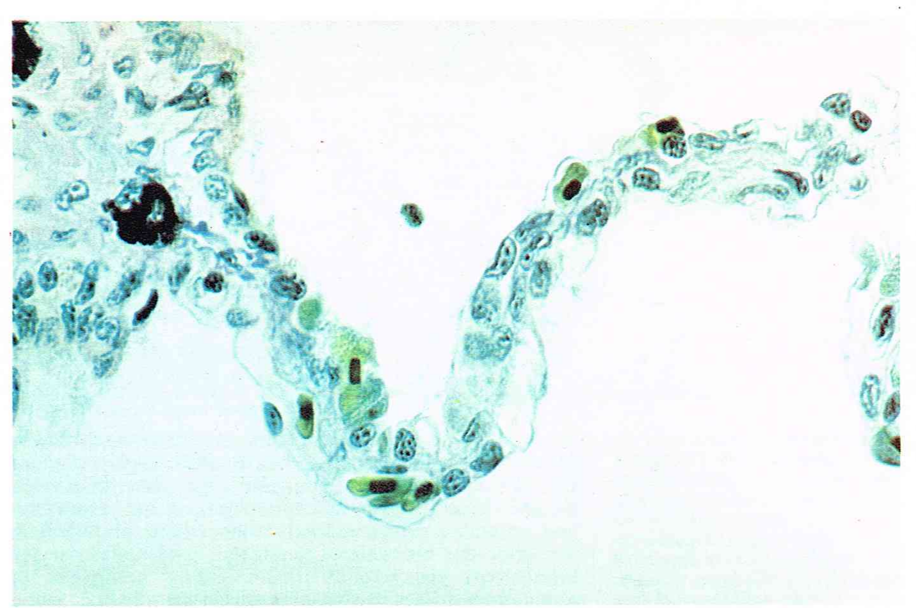
Le cœlacanthe de l'océan Indien, seul Crossoptérygien actuel, possède un poumon dégénéré, de grande taille et à cavité réduite. Il s'agit probablement de la relique du poumon fonctionnel des formes du Dévonien, ancêtres des Tétrapodes.

Les poumons des Tétrapodes

Nous envisagerons en dernier lieu le poumon des Oiseaux, tout à fait particulier.

Le poumon des Amphibiens

C'est un sac à paroi plus ou moins épaisse enfermant une vaste cavité centrale autour de laquelle s'ordonnent les alvéoles. Sur la face interne de la paroi s'élèvent des replis de premier ordre, hauts, à bord central épaissi en bourrelet par une musculature lisse. Ces replis délimitent de grandes chambres recoupées en petits alvéoles par des replis de 2e et 3e ordre.


G. Volle - préparation S. Busson - Mabillot

▲ ***Coupe de cloison de 1er ordre d'un poumon d'Amphibien (grenouille); noter l'épithélium respiratoire richement vascularisé.***

Comme nous l'avons vu, l'importance physiologique de la respiration pulmonaire est extrêmement variable. Chez un Urodèle aquatique néoténique comme *Siren lacertina,* elle semble assurer 50 % des besoins en oxygène; chez *Bufo marinus,* espèce terrestre, son importance paraît grande, alors que chez *Rana pipiens,* espèce amphibie de petite taille, elle semble décliner au profit de la respiration cutanée. Enfin, chez certains Urodèles comme le necture, néoténique aquatique à paroi pulmonaire lisse, ou les Pléthodontidés terrestres apneumones, elle devient nulle. Les poumons s'ouvrent dans l'arrière-pharynx par une trachée, soutenue par du cartilage chez les Amphibiens serpentiformes (Apodes, quelques Urodèles).

Le poumon des Reptiles

La trachée est toujours présente; les surfaces respiratoires et les voies conductrices commencent à se séparer.

Chez *Hatteria* (Rhynchocéphale), la paroi interne des poumons ne présente que des replis simples et bas, respectant une grande cavité centrale qui s'ouvre directement dans la trachée.

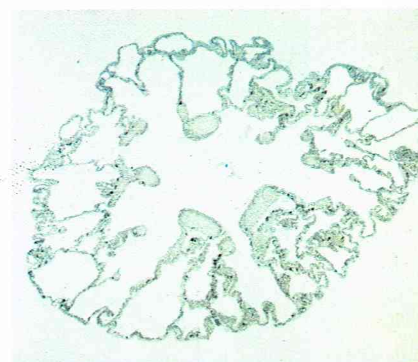
A partir des Squamates, le poumon se perfectionne. Dans la disposition la plus primitive des Sauriens, la trachée ne débouche plus dans un vestibule commun, mais se partage en deux bronches qui pénètrent un peu dans le poumon (bronches extra- et intrapulmonaire). Celui-ci se divise en un segment postérieur sans alvéole, un segment moyen de type Anoure et un segment antérieur à tissu plus compact, riche en alvéoles.

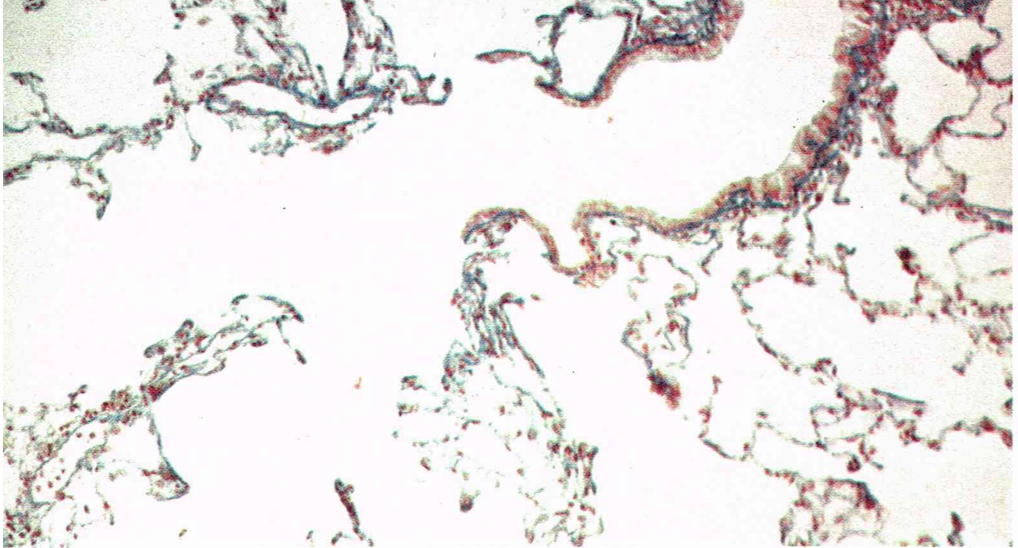
L'alvéolisation se développe encore davantage dans la partie antérieure du poumon des Ophidiens; l'élongation du corps entraîne la réduction du poumon gauche, qui peut disparaître totalement, comme chez les Vipéridés. Avec les Sauriens plus évolués (Varanidés), le système bronchique s'améliore : la bronche intrapulmonaire s'allonge par soudure des bourrelets centraux libres des cloisons, la chambre centrale disparaît, tandis que des chambres alvéolaires s'individualisent. Les parois de ces chambres forment un épais parenchyme creusé de nombreux alvéoles, sauf dans la région postérieure. Chez les Crocodiliens, à poumons massifs, la bronche intrapulmonaire est à son tour soutenue par des anneaux cartilagineux. Enfin, chez les tortues marines, cette bronche se subdivise en de nombreuses bronches secondaires et tertiaires.

Le poumon des Mammifères

Le développement du système conducteur intrapulmonaire atteint une grande complexité. Le bourgeon pulmonaire initial se divise, donnant les deux bourgeons, ébauches des deux bronches principales. Ces bourgeons s'allongent et émettent, chez l'homme, deux bronches secondaires latérales à gauche, deux latérales et une dorsale à droite; ces ramifications correspondent aux

▼ ***Coupe transversale de poumon d'Amphibien (grenouille).***


G. Volle - préparation S. Busson - Mabillot



G. Volle - préparation S. Busson - Mabillot

▲ *Coupe de poumon de Mammifère (souris); détail montrant l'extrémité d'une bronchiole intralobulaire se prolongeant par une bronchiole terminale (épithélium cubique mince), puis une bronchiole respiratoire à épithélium discontinu donnant accès aux canaux alvéolaires puis aux alvéoles.*

lobes du poumon adulte. Ces bronches secondaires émettent, à leur tour, des bourgeons simples d'abord *(bronchioles primaires)*, puis doubles *(bronchioles de divers ordres)*. Cette dichotomisation, qui porte sur une vingtaine de générations successives, aboutit à la formation des bronchioles terminales, prolongées par des bronchioles respiratoires (leurs parois bourgeonnent quelques alvéoles) ; celles-ci se divisent en deux à quatre canaux alvéolaires (leurs parois portent les alvéoles), terminés par des sacs alvéolaires cloisonnés à leur tour en deux à quatre alvéoles. Le mésenchyme associé se développe et se vascularise. Les échanges gazeux s'effectuent entre le sang de ces capillaires interalvéolaires et l'air alvéolaire. L'épithélium alvéolaire continu est composé de petites cellules alvéolaires aplaties (de 0,1 à 0,2 μ d'épaisseur en dehors du noyau) et de grandes cellules alvéolaires intercalées sécrétant des surfactifs qui se répandent à la surface de l'alvéole. L'air alvéolaire et le sang ne sont donc séparés que par quelques dixièmes de micron sur une surface de 70 à 90 m², traitée par des surfactifs. Les échanges gazeux sont donc extrêmement rapides. On ne sait pas encore si l'épithélium alvéolaire est d'origine entoblastique, comme le système conducteur, ou s'il résulte de la cavitation du mésenchyme avec raccordement aux extrémités du système tubulaire.

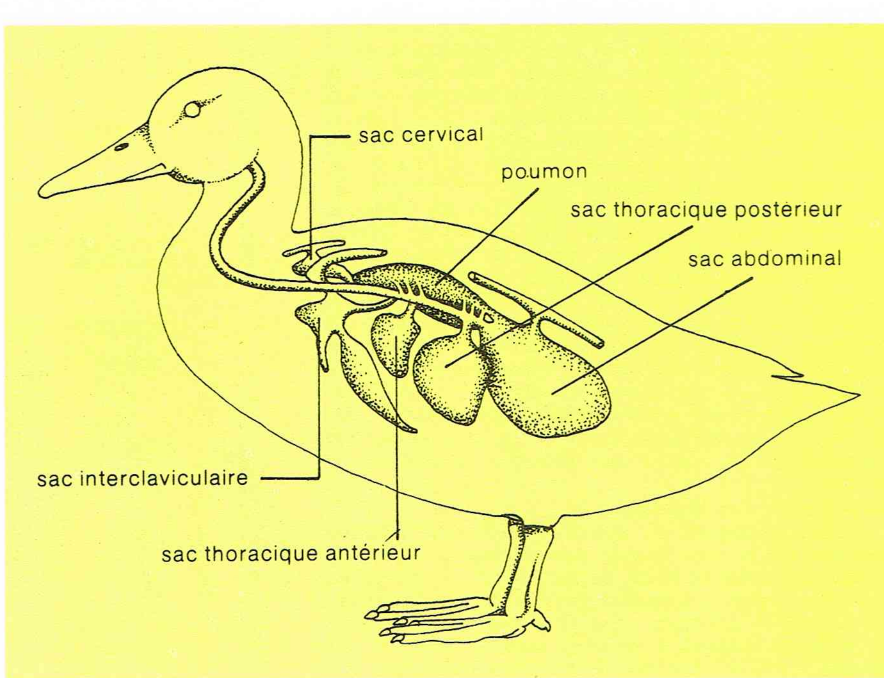
Le poumon des Oiseaux

Le poumon des Oiseaux est tout à fait particulier. Contrairement au cas de tous les autres Vertébrés, sa partie respiratoire est exclusivement tubulaire, sans alvéoles. La trachée se bifurque en bronches primaires. Chacune pénètre le poumon par sa face ventrale, le traverse et se renfle à son extrémité caudale en un sac aérien abdominal. De cette bronche axiale se détachent des bronches secondaires ventrales, dorsales et latérales. De chaque bronche secondaire se détachent de nombreuses bronches tertiaires anastomosées, qui, dans les régions crâniale et dorsale, constituent un système de 150 à 200 bronches parallèles, occupant les deux tiers du poumon *(parabronches)*. Ces parabronches, qui, chez la poule par exemple, peuvent atteindre 4 à 5 cm pour un diamètre de 1 à 2 mm, communiquent par des « bronchioles » sphériques mesurant 1/10 mm de diamètre environ avec des « capillaires » aériens de 3 à 15 μ de diamètre. L'épithélium de ceux-ci, très mince, est en contact direct avec l'endothélium des capillaires sanguins.

Chaque poumon communique avec les sacs aériens très développés, situés en dehors de la cavité pleurale et résultant du bourgeonnement terminal de la bronche primaire ou du bourgeonnement latéral des bronches secondaires. On distingue généralement une paire de sacs cervicaux, un sac claviculaire, deux paires de sacs thoraciques et une paire de sacs abdominaux. Ces sacs s'insinuent entre les viscères et pénètrent dans certains os (des os pneumatisés comme l'humérus par exemple), où ils occupent la place de la moelle. Ils sont reliés aux bronches secondaires ou tertiaires par des bronches récurrentes. Leur paroi lisse possède un épithélium simple, doublé d'un conjonctif riche en fibres élastiques; elle n'est le siège d'aucun échange gazeux.

Les poumons, inextensibles, ne peuvent assurer la circulation de l'air. Celle-ci se fait en continu grâce aux sacs aériens, qui jouent le rôle de soufflets. Le remplissage et la vidange des sacs thoraciques ainsi que de la portion intracœlomique des sacs claviculaire et cervicaux sont liés aux mouvements de la cage thoracique. La sangle abdominale, solidaire des mouvements du sternum, permettrait le jeu capital du sac abdominal.

▼ *Représentation schématique de la disposition des poumons et des sacs aériens chez le canard (vue latérale gauche) [d'après Schmidt-Nielsen].*



Richard Colin

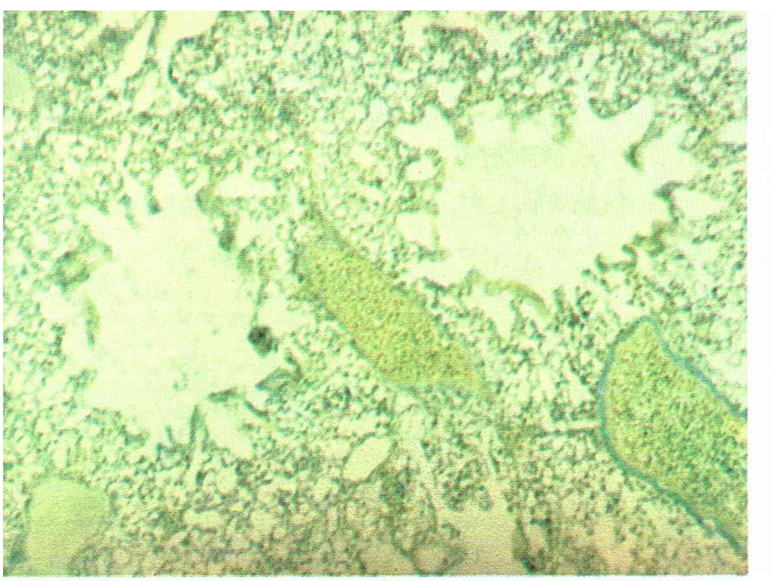
La ventilation pulmonaire et sa régulation

Chez les Amphibiens, la pénétration de l'air se fait par déglutition (ce serait également le cas chez les Dipneustes). Le plancher buccal s'abaisse grâce à la musculature hyoïdienne, les narines s'ouvrent et l'air entre dans la cavité buccale : c'est l'*aspiration*. Les narines se ferment, le plancher buccal se soulève, l'air passe dans les poumons : c'est l'*inspiration*. Les narines s'ouvrent de nouveau, les poumons reviennent sur eux-mêmes, le plancher buccal se soulève, l'air est rejeté au-dehors : c'est l'*expiration*.

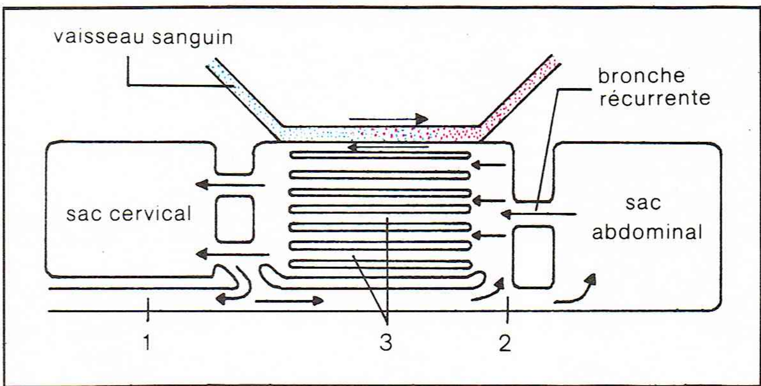
Les Lacertiliens et les Chéloniens conservent la déglutition, mais chez les premiers s'y ajoutent des mouvements de la cage thoracique. Seul, ce dernier mécanisme existe chez les Crocodiliens. Chez les Sauriens, les mouvements costaux se limitent à la partie antérieure de la cage thoracique, partie à laquelle correspond la portion alvéolaire du poumon. Le mécanisme très particulier de la ventilation chez les Oiseaux a été décrit précédemment.

Chez les Mammifères, à cette contraction des muscles thoraciques qui soulève les côtes s'ajoute l'abaissement du diaphragme. Le volume de la cavité thoracique augmente; un vide relatif tend à s'établir, mais les poumons, en relation avec le milieu extérieur, vont alors se dilater pour occuper l'espace laissé libre et donc se remplir d'air. L'expiration est passive et un volume d'air égal à celui qui avait été inspiré se trouve chassé. Chez l'homme au repos, ce volume est d'environ un demi-litre. A raison de 10 à 14 inspirations par minute, ce sont donc 5 à 7 litres d'air frais qui pénètrent dans les alvéoles. Dans le même temps, toujours chez le sujet au repos, une quantité équivalente de sang traverse les poumons.

La succession de ces mouvements d'inspiration et d'expiration est assurée par l'activité réflexe de centres respiratoires bulbaires. Ces centres peuvent répondre à divers stimuli et modifier le rythme ainsi que l'amplitude des mouvements respiratoires. Ils sont spécifiquement sensibles à la pression partielle du CO_2 dans le sang artériel. Cette tension agit directement au niveau du bulbe mais aussi sur les chimio-récepteurs de la crosse aortique et de la bifurcation des artères carotides. Avec l'augmentation de l'activité de l'organisme, le CO_2 et donc sa pression partielle augmentent dans le sang; les centres bulbaires sont stimulés; les mouvements respiratoires s'amplifient et s'accélèrent. Nous verrons que cette même élévation de la pCO_2 stimule les centres bulbaires cardio-régulateurs et vaso-moteurs. L'appareil circulatoire est également mobilisé : le cœur bat plus vite, la pression artérielle augmente. Un nouvel équilibre s'établit, qui permet de faire face aux besoins accrus de l'organisme.



G. Volle - préparation S. Busson - Mabillot



Richard Colin

▲ *A gauche, coupe de poumon d'Oiseau (poulet). les parabronches communiquent par des « bronchioles » sphériques avec les « capillaires » aériens dont l'épithélium mince est en contact direct avec l'endothélium des capillaires sanguins (érythrocytes). A droite, principe de la ventilation pulmonaire chez un Oiseau : l'oxygénation du sang se fait par échange à contre-courant; 1, 2, 3, bronches primaire, secondaire et tertiaire (d'après Schmidt-Nielsen).*

Rôle du sang dans le transport de l'oxygène et du gaz carbonique

Transport de l'oxygène

Le sang va établir la liaison entre les organes respiratoires (peau, branchies, poumons) et les tissus utilisateurs d'O_2. En l'absence de pigment respiratoire, les quantités d'O_2 que pourrait transporter un milieu aqueux comme le sang seraient minimes. La présence des sels plasmatiques réduit encore la solubilité de l'O_2, déjà faible dans l'eau. 0,33 ml d'O_2 au plus se dissout dans 100 ml de plasma, alors que la capacité totale en O_2 du sang humain normal est de 20 ml pour 100 ml de sang. Sans hémoglobine et pour les mêmes besoins en O_2, le volume du sang devrait être soixante fois plus important.

L'hémoglobine (Hb), qui colore en rouge les érythrocytes des Vertébrés, est, comme tous les pigments respiratoires, une protéine comportant un métal lourd, fixé au centre d'un complexe organique, le groupement prosthétique. Un globule rouge humain contient environ 280 millions de molécules d'Hb. Chaque espèce animale possède sa propre Hb.

La molécule d'Hb humaine de poids moléculaire 64 500 est formée de quatre sub-unités, comprenant chacune une chaîne polypeptidique (les quatre chaînes forment la globine) associée à un groupement prosthétique, l'hème, centré sur un atome de fer ferreux (Fe^{++}).

L'hème est une ferro-porphyrine, assemblage de quatre noyaux pyrroliques, avec au centre Fe^{++}. La propriété que présente le fer de fixer transitoirement une molécule d'O_2 dépend des conditions d'environnement déterminées par la globine. Chaque hème est, en effet, situé dans une logette ménagée dans la chaîne polypeptidique, sur un résidu histidine de laquelle il est attaché. Les quatre chaînes polypeptidiques de la globine sont semblables deux à deux et disposées de manière symétrique. La séquence caractéristique des acides aminés pour chaque type de chaîne est spécifique. Chez l'homme, les chaînes α sont composées chacune de 141 acides aminés, les chaînes β de 146. Chez le fœtus humain, les deux chaînes β seraient remplacées par deux chaînes γ, qui conféreraient à cette Hb fœtale une affinité supérieure pour l'O_2 et permettraient donc les échanges gazeux au niveau du placenta. On a déjà reconnu plus de 20 hémoglobines humaines anormales. Par exemple, dans l'anémie à hématies falciformes, un résidu valine remplace un résidu acide glutamique en position 6 des chaînes β. C'est l'exemple type d'une maladie moléculaire.

Le fer de chaque hème peut fixer une molécule d'O_2, soit 4 molécules pour une hémoglobine. Cette réaction est réversible et dépend de la pO_2.

La courbe de dissociation de l'Hb avec O_2 exprime les degrés de saturation de celle-ci en fonction des valeurs croissantes de la pression partielle d'O_2 à laquelle elle est soumise. Cette courbe est en S, comme le montre celle correspondant au sang humain total à 37 °C. Au-delà d'une pO_2 de 80 mm Hg, on atteint un plateau voisin de la valeur maximale de 20 volumes pour cent d'O_2. La pO_2 de l'air alvéolaire s'établissant autour de 100 mm Hg, le sang artériel sort des poumons saturé en O_2. La pente forte de la courbe entre 20 et 60 mm Hg d'O_2 montre qu'au niveau des tissus (pO_2 inférieur à 30 mm Hg) le sang abandonne une part importante de son oxygène. Le sang veineux ne renferme plus que 15 volumes d'O_2 sous une pO_2 de 40 mm Hg.

En fait, toute élévation de la concentration en CO_2 du sang entraîne un décalage de la courbe vers la droite. Pour une même valeur de la pO_2, l'Hb se dissocie plus facilement. La production de CO_2 par les tissus favorise la libération à leur niveau de l'O_2 sanguin.

Transport du gaz carbonique

Le sang humain ne peut contenir que 2,5 volumes pour cent de CO_2, sous forme dissoute, au sortir des poumons ($pCO_2 = 40$ mm Hg). Or, le sang artériel renferme de 45 à 50 volumes pour cent de CO_2 et le sang veineux de 55 à 60 volumes pour cent ($pCO_2 = 46$ mm Hg). La plus grande partie du CO_2 est en fait transportée sous forme de bicarbonates :

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-.$$

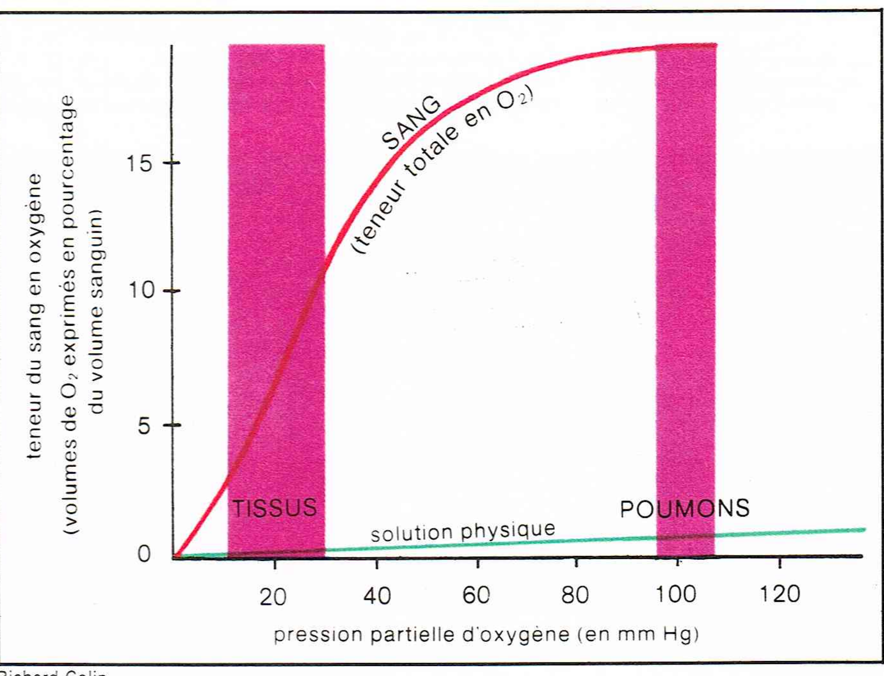
(anhydrase carbonique) — ion bicarbonate

L'anhydrase carbonique des globules rouges accélère l'hydratation du CO_2. Les ions bicarbonates HCO_3^-, qui résultent de la dissociation de H_2CO_3, passent dans le plasma (remplacés dans les globules par Cl^-) et sont équilibrés par des ions Na^+.

La pCO_2 au niveau tissulaire est supérieure ou égale à 50 mm Hg. La pCO_2 du sang artériel n'étant que de 40 mm Hg, le CO_2 diffuse à travers la paroi des capillaires en direction du sang. Ce CO_2 se dissout dans le plasma ou forme, pour la plus grande part, des ions bicarbonates. Le sang veineux se charge ainsi de 10 volumes de CO_2. Dans les poumons, le gradient de pression de CO_2 est inverse et 10 volumes pour cent de CO_2 sont déchargés dans les alvéoles et expulsés à l'extérieur.

L'oxy-hémoglobine se comporte comme un acide fort, facilitant la dissociation des bicarbonates au niveau du poumon. Le transport d'O_2 et le transport de CO_2 sont étroitement liés.

▼ *Représentation graphique du contenu du sang en oxygène en fonction de sa pression partielle (d'après Echalier).*



Richard Colin

▶ Page ci-contre en haut, à gauche, un frottis de sang humain montrant des hématies, quatre polynucléaires et un monocyte; à droite, un frottis de sang (cas d'une leucémie lymphatique aiguë) montrant de nombreux lymphocytes entre les globules rouges.

APPAREIL CIRCULATOIRE ET CIRCULATION CHEZ LES VERTÉBRÉS

Le fonctionnement d'un organisme à degré d'organisation élevé, où les cellules se groupent en organes complexes, implique l'existence d'un système de transport assurant l'apport d'oxygène et de métabolites énergétiques, l'élimination du CO_2 et des déchets du métabolisme ainsi que la distribution des hormones. Chez les Vertébrés, ces fonctions sont assurées par un milieu intérieur liquide circulant, séparé en sang et en lymphe. Le sang coule à grande vitesse dans un appareil circulatoire entièrement clos. La lymphe diffuse à travers les parois des vaisseaux sanguins du plus petit calibre (capillaires) et vient au contact direct des cellules au niveau des tissus. Cette lymphe interstitielle est drainée par un système de vaisseaux en culs-de-sac, les vaisseaux lymphatiques, qui la déversent dans l'appareil circulatoire sanguin.

L'appareil circulatoire sanguin comprend des vaisseaux dans lesquels le sang circule sous l'action d'un organe contractile, le cœur. Les artères partent du cœur et amènent le sang aux organes. Les veines ramènent le sang des organes au cœur. Au niveau des organes, un réseau de capillaires relie les artères et les veines et permet la transsudation de la lymphe interstitielle.

Le tissu sanguin

Le tissu sanguin est un tissu mésenchymateux dont la substance interstitielle liquide, le *plasma,* tient en suspension des cellules, ou éléments figurés, ou *globules.* La quantité de sang représente de 0,5 à 3 % du poids du corps chez les Poissons; elle peut atteindre de 5 à 10 % chez les Tétrapodes.

Le plasma

Liquide incolore, le plasma, formé de 95 % d'eau, contient en solution ou en suspension des sels minéraux et des substances organiques (glucose, acides gras, lipoprotéines, protéines). Les protéines plasmatiques (albumines, globulines, fibrinogène), surtout élaborées au niveau du foie, sont des constituants propres du plasma. La transformation du fibrinogène plasmatique soluble en fibrine insoluble au niveau d'une lésion permet la coagulation du sang et l'arrêt de l'hémorragie. Les autres substances organiques ne sont que des substances nutritives que le plasma véhicule vers les tissus.

La composition du plasma, différente d'une espèce à l'autre, varie dans des limites étroites, grâce aux mécanismes de l'homéostasie, dans lesquels interviennent les glandes endocrines (foie, hypophyse, surrénales, parathyroïdes) et exocrines (reins).

Les globules

Tous les globules dérivent des hémocytoblastes indifférenciés; ils se répartissent en trois catégories.

Les leucocytes, ou globules blancs

Ces cellules nucléées, qui peuvent se déplacer par des mouvements amiboïdes, n'empruntent le sang et la lymphe que pour se rendre vers les lieux de leur activité, c'est-à-dire les tissus conjonctifs. On les sépare en deux groupes, d'après leurs caractères morphologiques : mononucléaires, ou agranulocytes, et polynucléaires, ou granulocytes.

— Les *mononucléaires,* à noyau non lobé et à cytoplasme sans granulations, peuvent être séparés, chez les Amniotes, en *lymphocytes,* à noyau sphérique et à petit diamètre (6 à 8 μ chez l'homme), et *monocytes* à noyau déprimé et à plus grand diamètre (9 à 12 μ chez l'homme).

— Les *polynucléaires,* à noyau lobé et à cytoplasme riche en granules spécifiques, sont classés en fonction des affinités tinctoriales de ces granules. On distingue les *éosinophiles* (acidophiles), les *basophiles* et les *hétérophiles* (neutrophiles). Si les proportions de ces éléments sont très variables d'une espèce à l'autre, les hétérophiles sont toujours les plus abondants (96 % chez l'homme). Le rôle des polynucléaires hétérophiles dans la capture et la digestion des agents infectieux est bien connu; celui des autres leucocytes dans la défense, en particulier immunitaire, de l'organisme reste encore obscur. Il va de soi que le nombre des leucocytes dans le sang varie en fonction de multiples facteurs (agressions diverses, digestion...). Ils sont toujours beaucoup moins nombreux que les érythrocytes.

Les érythrocytes, ou globules rouges

Ces cellules chargées d'hémoglobine et incapables de mouvements propres sont extrêmement déformables. Leur forme d'équilibre est celle de disques aplatis ovalaires ou circulaires (Agnathes et Mammifères sauf les Camélidés). Au cours de leur différenciation ils perdent leur chondriome, leur appareil de Golgi, leur centrosome, leur ARN et, chez les Mammifères, leur noyau (hématies). Le nombre et la taille des globules rouges sont pratiquement constants pour une même espèce : l'homme en compte 5 000 000/mm³, de 8 μ de diamètre; la chèvre 18 000 000/mm³ de 4 μ de diamètre; la grenouille 600 000/mm³, de 22 × 16 μ; l'amphiume 30 000/mm³, de 65 × 35 μ.

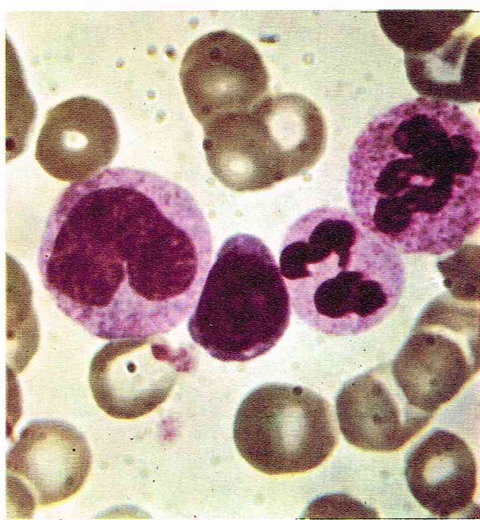
Les thrombocytes

Ce sont des éléments impliqués dans la formation de la thrombine, protéine plasmatique intervenant dans la coagulation du sang. Chez les non-mammaliens, ces cellules se distinguent difficilement des lymphocytes; chez les Mammifères, ce sont des disques biconvexes, anucléés, provenant de la fragmentation des mégacaryocytes de la moelle osseuse. Chez l'homme, ces éléments, appelés *plaquettes* ou *globulins,* sont au nombre de 250 000/mm³ environ et ont un diamètre de 3 μ.

La genèse des globules

La durée de vie de ces éléments, très courte (110 jours pour les globules rouges, de quelques heures à quelques jours pour les globules blancs chez l'homme), impose leur renouvellement permanent. Chez l'embryon, les premiers vaisseaux et les premiers globules se différencient très tôt, à partir de cellules mésenchymateuses issues de la splanchnopleure et situées entre celle-ci et l'entoblaste (angioblastème). Ces cellules sont regroupées en îlots

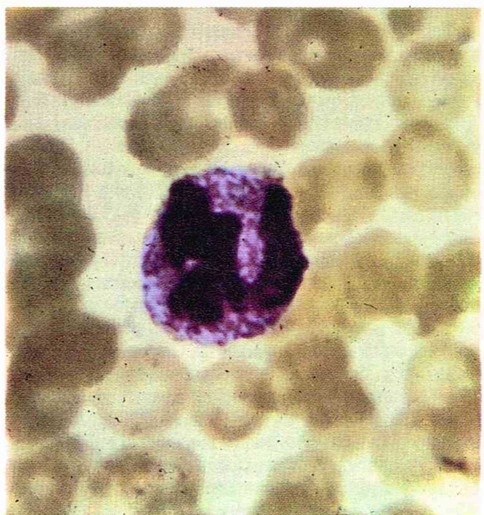
▼ Trois illustrations de leucocytes, ou globules blancs : à gauche, on observe de gauche à droite un monocyte, un lymphocyte et deux granulocytes; au centre, un granulocyte éosinophile; à droite, un granulocyte basophile.



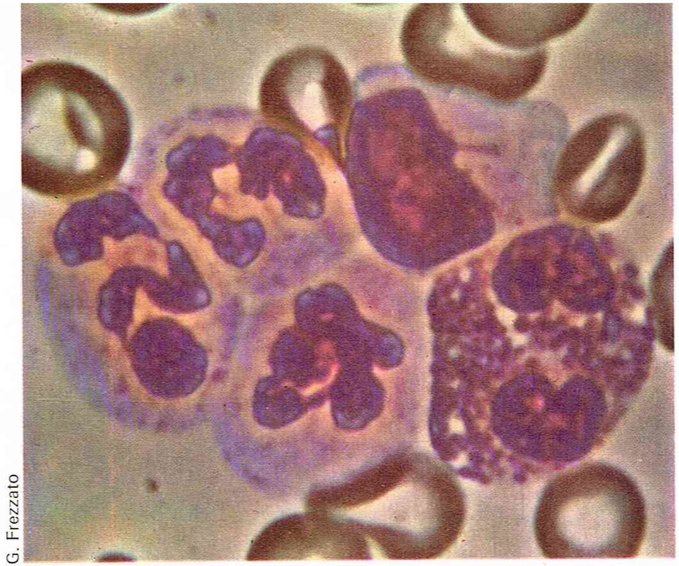
G. Frezzato



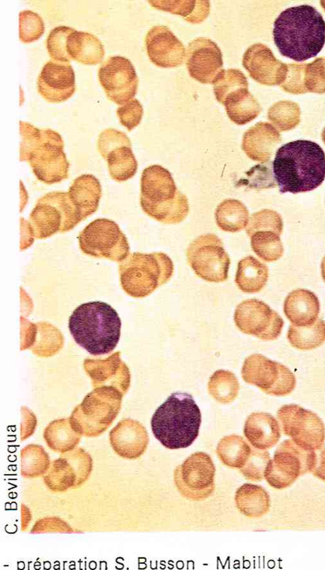
P. Castano



P. Castano



G. Frezzato



C. Bevilacqua

de Pander-Wolff chez les Poissons et les Amniotes à segmentation partielle, dans une « aire vasculaire » extra-embryonnaire qui repose sur le sac vitellin. Chez les Amphibiens, elles sont concentrées en deux îlots : l'un, vasculaire, au contact de l'entoblaste ventral, l'autre, vasculo-sanguin, entre la région hépatique et le blastopore. Dans chaque îlot vasculo-sanguin, les cellules périphériques donnent l'endothélium vasculaire, tandis que les cellules centrales s'isolent et forment les hémocytoblastes, cellules souches des cellules sanguines. Ces îlots ont une période d'activité brève, et de nouveaux foyers apparaissent dans divers organes sous forme de tissu hématopoïétique. Ce tissu infiltre de nombreux organes embryonnaires, comme le foie, le thymus, le rein (sauf chez les Mammifères), la moelle osseuse des Tétrapodes. Cette activité se maintient chez l'adulte dans le foie des Téléostéens, des Urodèles et des Chéloniens, dans le thymus des Oiseaux et des Mammifères, dans le rein des Anamniotes et dans la moelle osseuse des Tétrapodes. Le tissu hématopoïétique peut se concentrer en organes hématopoïétiques stricts, comme la rate et les ganglions lymphatiques. La rate (absente chez les Agnathes) forme des globules sanguins chez l'embryon mais aussi chez l'adulte (sauf chez les Mammifères, où elle devient un organe de stockage et de destruction des globules rouges). Les ganglions lymphatiques, qui caractérisent les Oiseaux et les Mammifères adultes, situés sur le trajet des vaisseaux lymphatiques, se spécialisent dans la production des lymphocytes.

Origine et développement des vaisseaux sanguins et du cœur

Les vaisseaux sanguins

Les vaisseaux sanguins se différencient, comme les globules, à partir du mésenchyme embryonnaire.

Les premiers se différencient, comme nous l'avons vu, à partir des îlots vasculo-sanguins de l'angioblastème, au niveau des réserves vitellines. Ils forment des cavités indépendantes dans lesquelles les hémocytoblastes se divisent activement.

La splanchnopleure libère d'autres cellules mésenchymateuses, qui se regroupent en îlots vasculaires, intra-embryonnaires et forment l'endothélioblastème. A partir de ces îlots se développent des cavités à parois endothéliales, ébauches du cœur, des artères et veines principales. Les vaisseaux issus de l'angioblastème et de l'endothélioblastème se raccordent et une circulation, d'abord liée à l'utilisation des réserves vitellines, s'établit.

Le circuit sanguin s'étend ensuite par bourgeonnement de la paroi endothéliale de ces vaisseaux. Celle-ci est bientôt doublée par une couche mésenchymateuse, plus ou moins épaisse, qui différencie des fibres élastiques et des fibres musculaires lisses. Les artères, soumises à une forte pression, possèdent un revêtement musculo-élastique très développé. Les veines, qui supportent une pression faible, ont une paroi mince, plus pauvre en éléments musculo-élastiques. Chez les Oiseaux et les Mammifères, les veines qui travaillent contre la pesanteur (celles des membres par exemple) possèdent des valvules « en nid de pigeon », riches en fibres élastiques, qui empêchent le reflux du sang.

Les capillaires, où s'effectuent les échanges avec les tissus, sont constitués par un simple endothélium doublé d'une basale. Quelques cellules conjonctives, les péricytes, peuvent être plaquées de place en place contre les cellules endothéliales. On distingue des capillaires à revêtement endothélial continu (poumons...), des capillaires fenestrés (reins des Mammifères, villosités intestinales...) et les sinusoïdes, où les cellules endothéliales fenestrées sont, de plus, non jointives.

Le cœur

Ventralement par rapport au pharynx, dans un espace encadré par les lames latérales, les cellules mésenchymateuses de l'endothélioblastème s'organisent en deux tubes endothéliaux parallèles : les *tubes endocardiques*. Ces deux ébauches fusionnent en un tube cardiaque impair qui donnera la paroi interne du cœur adulte, ou *endocarde*. Les deux épaississements des splanchnopleures qui se sont formés dans le même temps, s'affrontent et enveloppent le tube cardiaque d'un large manchon : l'*épimyocarde*. Autour, les deux cavités cœlomiques ont fusionné en une *cavité péricardique*. Les cellules de l'épimyocarde prolifèrent et emplissent l'espace séparant celui-ci du tube endocardique. Elles se différencient en cellules musculaires striées particulières et constituent le *myocarde*. Les cellules périphériques restent endothéliales et donnent l'*épicarde*, ou feuillet viscéral du péricarde.

Chez tous les embryons de Vertébrés le cœur est donc un tube rectiligne où confluent les veines vitellines prolongé en avant par l'aorte ventrale. Sa croissance très rapide dans la chambre péricardique l'oblige à s'incurver en S majuscule et à se coucher légèrement sur le côté. Des constrictions transversales le partagent en quatre chambres successives. Ce sont, d'arrière en avant :

— le *sinus veineux*, à parois minces et extensibles, qui collecte le sang veineux ;

— l'*atrium*, vaste chambre à parois moins extensibles, séparé du sinus par des valvules sino-atriales ;

— le *ventricule*, aux parois épaissies, qui constitue la partie contractile du cœur ; il est séparé de l'atrium par des valvules atrio-ventriculaires ;

— le *bulbe cardiaque*, dont les parois épaissies portent plusieurs rangées de valvules ; il est prolongé par l'aorte ventrale.

Les premières contractions apparaissent au cours de la différenciation de ces chambres, au début de la 4[e] semaine de gestation chez l'homme.



Le système artériel

Chez l'embryon de tous les Vertébrés, le sang passe du cœur dans l'aorte ventrale. Celle-ci émet, contre chaque arc viscéral, un arc aortique. Tous les arcs d'un même côté rejoignent une racine aortique qui court sous le neurocrâne et s'unit à sa symétrique, en arrière de la région pharyngienne, pour former l'aorte dorsale, qui distribue le sang aux différents organes. Chaque racine se poursuit en avant dans une carotide interne irriguant le cerveau.

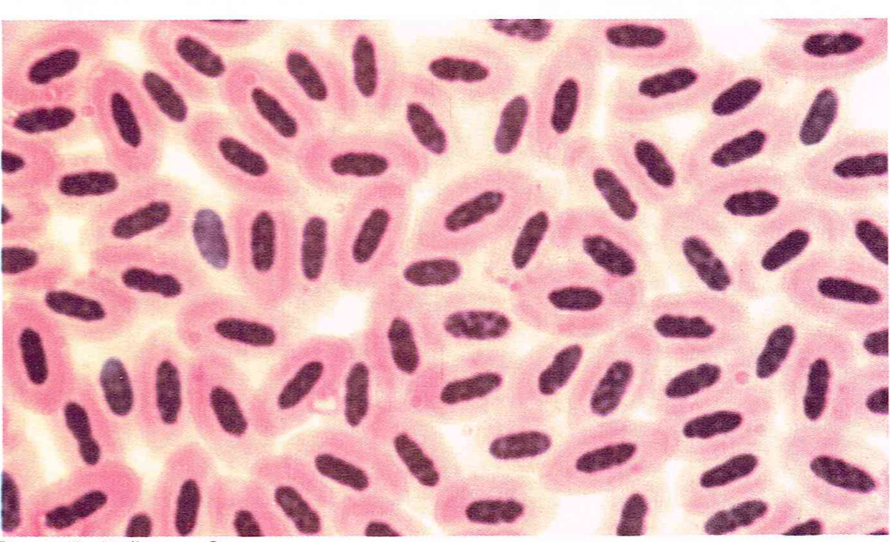
A l'origine, chaque arc viscéral squelettique est accompagné d'un arc aortique. Chez les Ostracodermes du Primaire, il en existait de 10 à 12 paires, mais chez la

G. Volle - préparation S. Busson - Mabillot

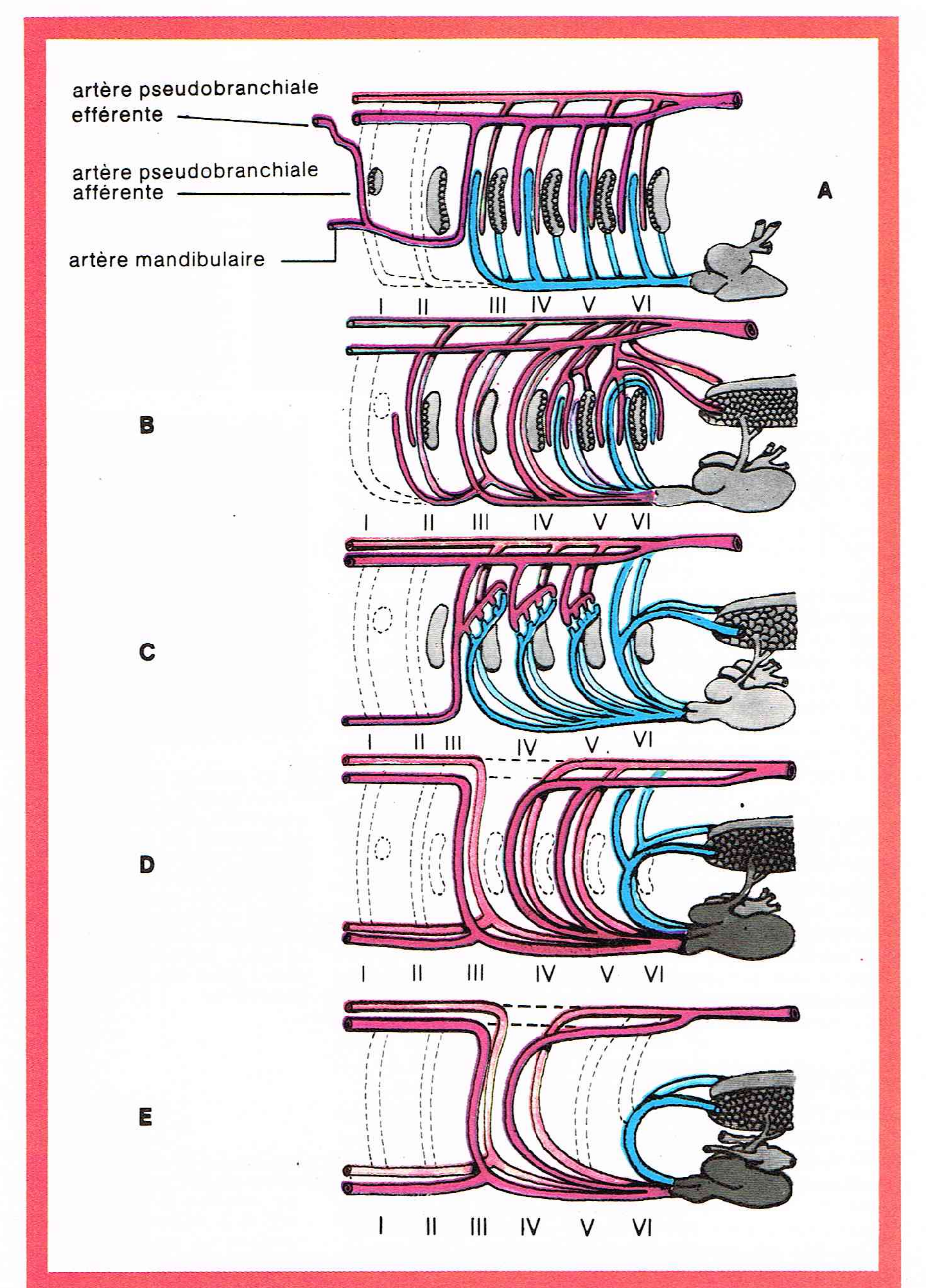


▲ *Ci-dessus, coupe transversale d'une* **artère moyenne de Mammifère**; *en partant de la lumière : intima avec sa limitante élastique interne;* **média** *avec fibres musculaires lisses et nombreuses fibres élastiques circulaires (en rouge); adventice (en bleu) avec un vaisseau nourricier.*

▼ ***Frottis de sang de poulet.***



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Richard Colin

▲ *Représentation schématique des arcs aortiques des Anamniotes : A, Téléostéen à pseudobranchie; B, protoptère (Dipneuste); C, larve d'Urodèle à branchies externes; D, Urodèle adulte; E, Anoure adulte (d'après Beaumont).*

quasi-totalité des embryons de Vertébrés ce nombre est réduit à 6 : mandibulaire (I) hyoïdien (II) et branchiaux (III, IV, V et VI), ou plus pour *Hexanchus* et *Heptranchias*. Cette disposition primitive ne subsiste chez aucun Vertébré adulte.

L'évolution des arcs aortiques se manifeste par :

— la disparition à peu près constante des arcs I et II, sauf chez les Sélaciens et quelques Téléostéens à pseudobranchie spiraculaire (par exemple, la truite);

— à partir des Amphibiens, la spécialisation de l'arc III (carotidien) pour l'irrigation céphalique, par l'intermédiaire des racines aortiques antérieures préexistantes (carotides internes);

— la prolongation céphalique du rameau efférent de l'arc III (carotides externes);

— chez les Tétrapodes, à l'exception de la plupart des Urodèles, la disparition de l'arc V;

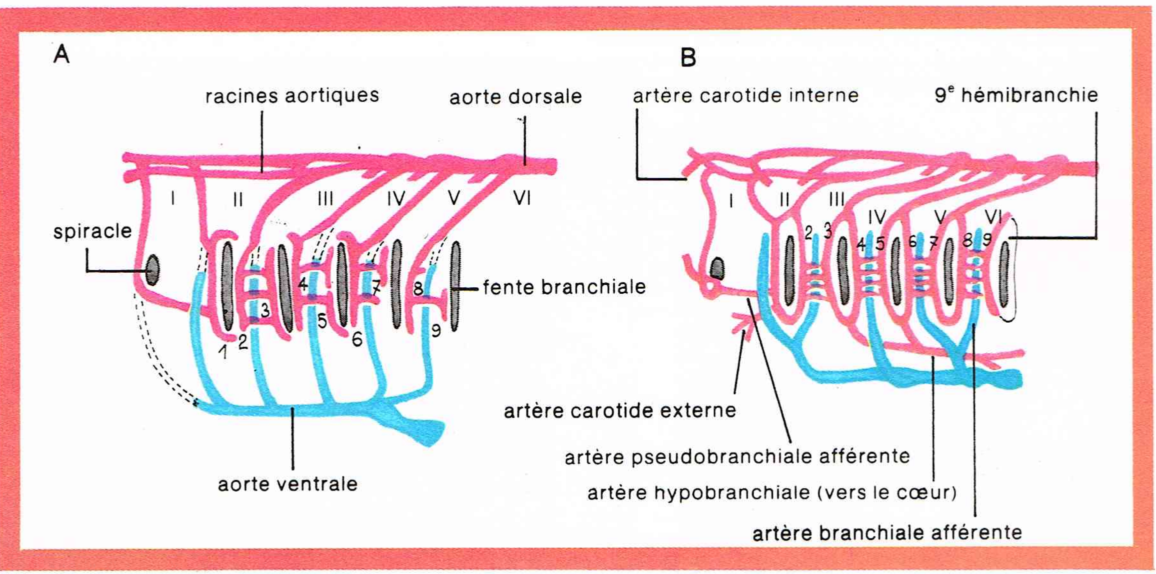
— chez les Vertébrés à respiration pulmonaire, l'apparition de la double circulation; une « petite circulation » s'établit aux dépens de l'arc VI (pulmonaire), d'abord conjointement à la circulation branchiale chez les Dipneustes (protoptère), puis, lorsque l'appareil branchial n'existe plus, à la métamorphose chez les Amphibiens, ou d'emblée chez les autres Tétrapodes, de manière totalement indépendante de la circulation générale, ou « grande circulation »;

— la spécialisation de l'arc IV (systémique) dans l'irrigation du tronc et des membres; c'est cet arc qui fournit l'aorte des Vertébrés à respiration pulmonaire. Au départ du cœur existent soit deux crosses aortiques (chez les Amphibiens et les Reptiles) correspondant au schéma initial, soit une seule (chez les Oiseaux et les Mammifères). Chez les Oiseaux, l'aorte n'est plus alimentée que par la crosse droite qui porte l'arc carotidien; la partie proximale de la crosse gauche persiste, donnant un fragment de l'artère sous-clavière gauche. Chez les Mammifères, c'est la crosse aortique gauche qui subsiste; la partie proximale de la crosse droite donne un fragment de l'artère sous-clavière droite. La disposition du tronc carotidien par rapport à la crosse aortique est très variable. Chez les Tétrapodes adultes, où ne subsistent que les arcs III, IV et VI (plus le V, systémique accessoire chez les Urodèles), la double circulation correspond à un double passage du sang dans le cœur au cours d'un cycle circulatoire complet. La séparation du sang oxygéné venant des poumons (petite circulation) et du sang désoxygéné venant de la circulation générale (grande circulation) implique le cloisonnement du cœur.

Le cœur

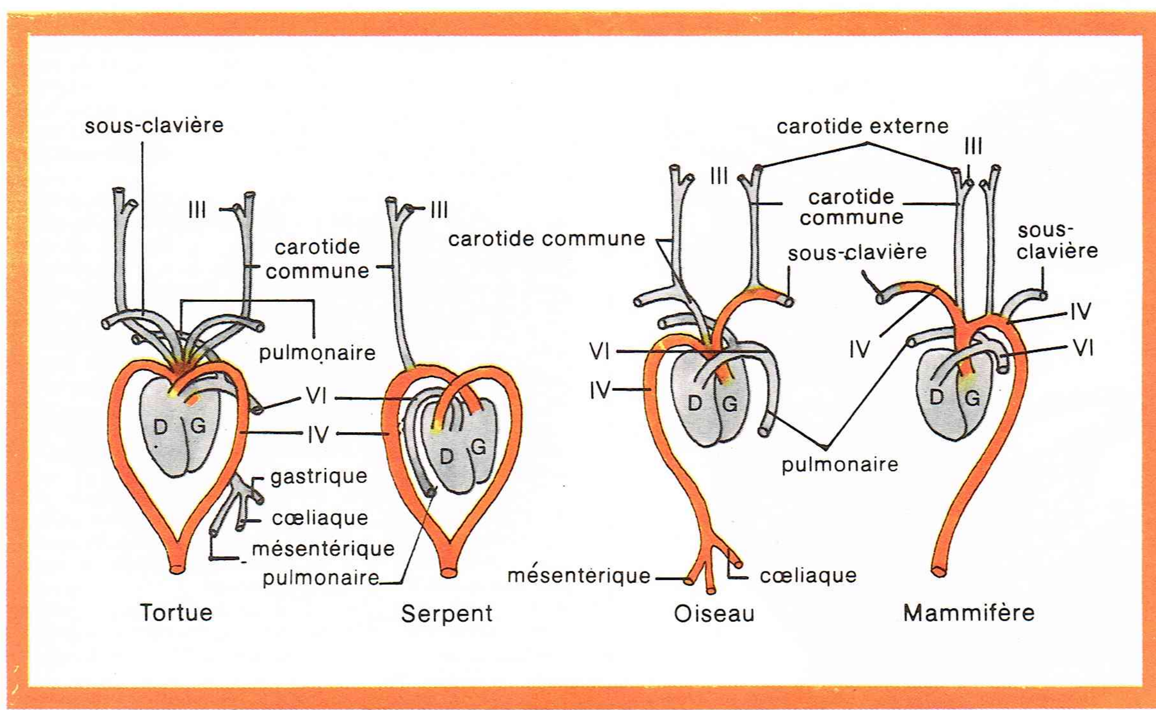
Le cœur veineux des Vertébrés inférieurs aquatiques

Chez les Cyclostomes, les Poissons et les larves d'Amphibiens, le tube cardiaque, plié en S, prend la disposition dite en baïonnette : le sinus veineux et l'atrium deviennent dorsaux par rapport au ventricule et au bulbe cardiaque;



Richard Colin

▶ *Modifications des arcs aortiques durant le développement embryonnaire d'un Sélacien* (Squalus) *: 1, 3, 5, 7, 9, artères prétrématiques; 2, 4, 6, 8, artères post-trématiques; I, artère pseudobranchiale efférente; II, artère hyoïdienne; III à VI, artères branchiales efférentes → arcs aortiques (d'après Kent Jr.).*



Richard Colin

◀ *Les arcs aortiques des Amniotes : III, arc carotidien ; IV, arc systémique ; VI, arc pulmonaire (d'après Kent Jr.).*

l'orifice atrio-ventriculaire se rapproche de l'orifice bulbo-ventriculaire.

Le bulbe cardiaque des Chondrichthyens, des Chondrostéens (esturgeon) et des Holostéens *(Amia)*, très développé, est tapissé de quatre rangées longitudinales de valvules en nid de pigeon. Chez les Téléostéens, où il est réduit à un anneau musculaire portant deux valvules opposées, son atrophie est compensée par le développement d'un puissant bulbe artériel au départ de l'aorte ventrale.

Le cœur n'est alimenté que par du sang veineux : l'hématose se réalise au niveau des capillaires branchiaux développés, sur le trajet des arcs aortiques.

Le cloisonnement du cœur chez les Vertébrés terrestres à double circulation

Parallèlement à l'évolution du réseau artériel, le cœur subit des modifications consécutives à l'établissement des deux circulations chez les Tétrapodes. Si le cloisonnement longitudinal du cœur apparaît dès les Poissons pulmonés (Dipneustes), la séparation ne devient totale que chez les Oiseaux et les Mammifères après leur naissance.

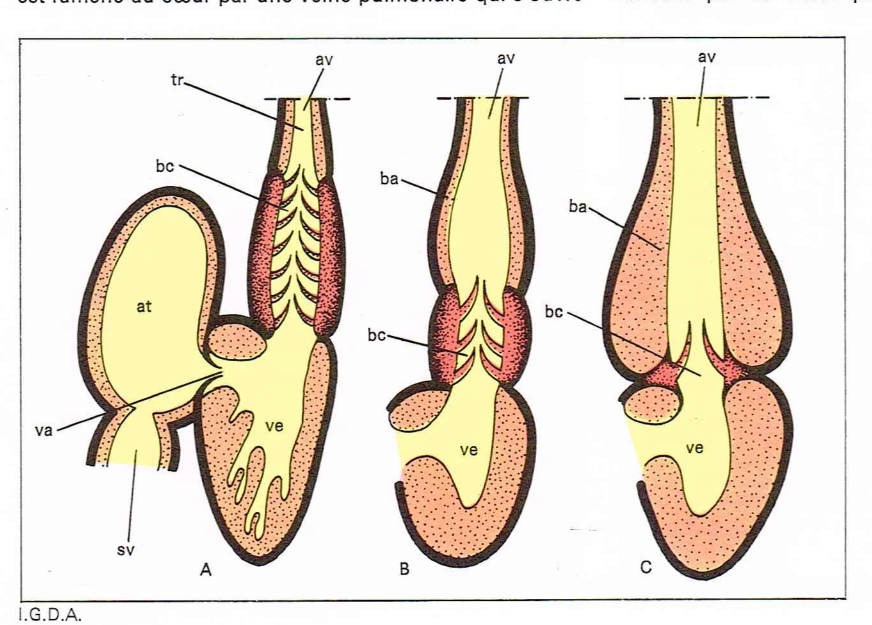
Le cœur des Dipneustes

Chez le protoptère par exemple, le sang des poumons est ramené au cœur par une veine pulmonaire qui s'ouvre au plafond du sinus veineux. Une gouttière du sinus, bientôt transformée en tube, la prolonge en fait jusqu'à la moitié gauche de l'atrium. Celui-ci est divisé en deux oreillettes par une cloison médiane incomplète. Le sinus veineux, qui reçoit le sang désoxygéné, débouche dans l'oreillette droite. Le ventricule est divisé en ventricules gauche et droit par une cloison interventriculaire incomplète. La séparation des sangs est donc assez bonne.

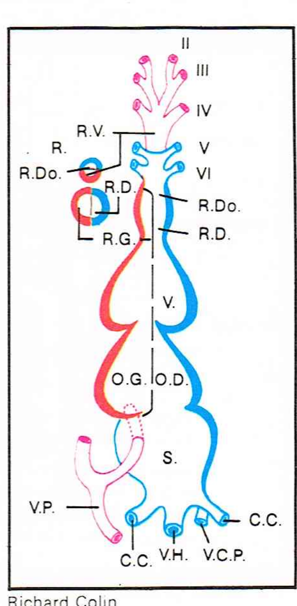
Une lame, résultant sans doute de la transformation d'une des rangées de valvules, divise le bulbe cardiaque en deux rampes parallèles. Cette lame, verticale à la sortie du ventricule, devient horizontale à son extrémité aortique et se prolonge dans l'aorte ventrale. Du fait de cette cloison, le sang oxygéné s'engage dans les arcs aortiques II, III et IV, tandis que le sang veineux, désoxygéné, provenant des sinus veineux, s'écoule dans les deux arcs aortiques postérieurs (V et VI), donc vers les deux paires d'holobranchies et les poumons. Ce cloisonnement du cœur est donc tout à fait original.

Le cœur des Amphibiens

La cloison interauriculaire devient complète, mais le ventricule reste indivis. Classiquement, on admettait une absence de mélange du sang désoxygéné, arrivant à l'oreillette droite par le sinus veineux, et du sang oxygéné, arrivant par la veine pulmonaire qui débouche dans



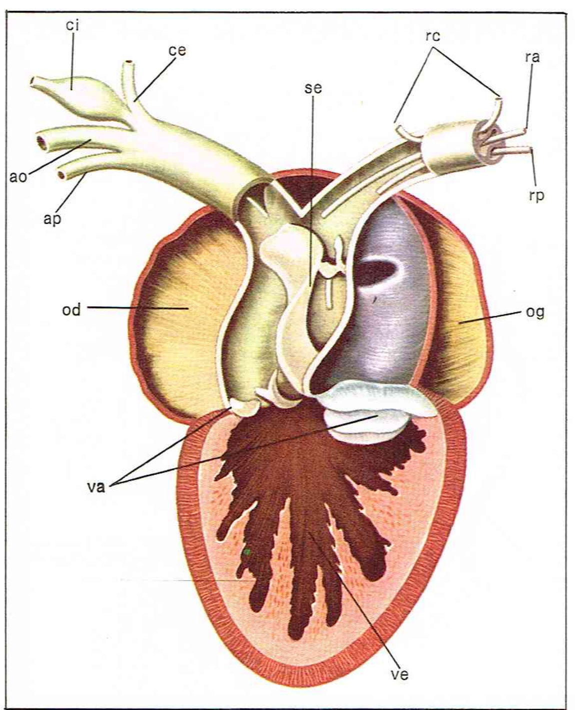
I.G.D.A.



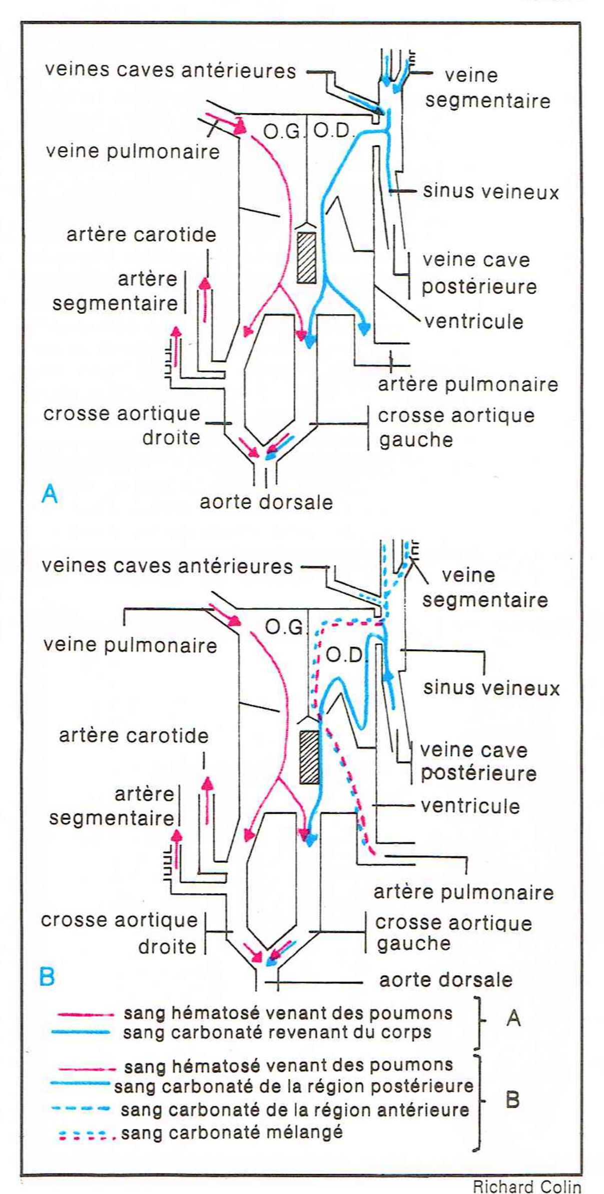
Richard Colin

◀ *A gauche, représentation schématique du cœur et de l'aorte ventrale des Poissons ; A, Sélacien ; B, Holostéen ; C, Téléostéen : bc, bulbe cardiaque ; at, atrium ; va, valvule atrioventriculaire ; sv, sinus veineux ; tr, tronc artériel ; av, aorte ventrale ; ba, bulbe artériel ; ve, ventricule. A droite, cœur, aorte et départ des arcs aortiques chez le protoptère (Dipneuste) : CC, canal de Cuvier ; OD, oreillette droite ; OG, oreillette gauche ; R.D., rampe droite ; R. Do., rampe dorsale ; R.G., rampe gauche ; R.V., rampe ventrale ; S, sinus veineux ; V, ventricule ; V.C.P., veine cave postérieure ; V.H., veine sus-hépatique ; V.P., veine pulmonaire ; II à VI, arcs aortiques (d'après Beaumont).*

▶ Cœur de grenouille en section longitudinale : se, septum du bulbe cardiaque ; ce, carotide externe ; ci, carotide interne ; ao, aorte ; ap, artère pulmo-cutanée ; od, oreillette droite ; va, valvule atrio-ventriculaire ; ve, ventricule ; ra, rampe aortique ; rc, rampe carotidienne ; rp, rampe pulmo-cutanée ; og, oreillette gauche.



▶ Page ci-contre, en haut, schéma du développement du cœur de Mammifère (en haut) : ba, bulbe aortique qui, par un septum (stt), se divise en une rampe aortique et une rampe pulmonaire ; ve, ventricule qui est cloisonné par un septum ventriculaire (se) ; at, atrium qui se divise en oreillette droite (od) et oreillette gauche (og) ; sv, sinus veineux. En bas, cœur de chien : ao, aorte ; lb, ligament de Botal ; od, oreillette droite ; vd, ventricule droit ; ap, artère pulmonaire ; vp, veines pulmonaires ; og, oreillette gauche ; vg, ventricule gauche.



▶ A gauche, diagramme du flux sanguin à travers le cœur des Squamates : A, interprétation classique ; B, interprétation de Webb. A droite, sections transversales du ventricule des Squamates ; A, niveau postérieur aux valvules atrio-ventriculaires ; B, niveau antérieur à A, montrant la position de l'ouverture de l'aorte en relation avec le « Muskelleiste ».

l'oreillette gauche. Cette hypothèse reposait sur un certain nombre de faits, comme la contraction asynchrone des deux oreillettes, la structure spongieuse de la cavité ventriculaire et, surtout, le cloisonnement du bulbe par une « valvule spirale », séparant une rampe pulmonaire qui alimente l'arc VI pulmonaire (éventuellement l'arc V chez les Urodèles) d'une rampe carotido-systémique, d'où se détachent les arcs III et IV.

Il semble bien, en fait, que le sang se distribue presque également et simultanément dans les trois arcs ; la valvule spirale est d'ailleurs rudimentaire ou absente dans de nombreux genres. N'oublions pas que l'hématose du sang se fait souvent, pour une part importante, au niveau de la peau. Le sang hématosé des veines cutanées revient au cœur par le sinus veineux. Des mesures de l'oxygène transporté par chacun des trois arcs montrent de très faibles variations.

Le cœur des Reptiles

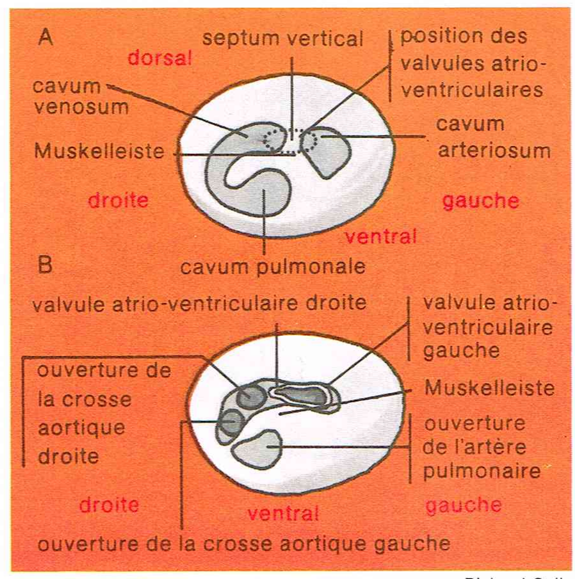
Les oreillettes sont totalement séparées, et un cloisonnement ventriculaire apparaît chez les Reptiles non Crocodiliens.

Chez les Squamates, par exemple, le ventricule varie beaucoup d'une famille à l'autre. Il possède trois chambres séparées par deux cloisons incomplètes. La cloison la plus volumineuse, le « Muskelleiste », sépare le *cavum pulmonale* des deux autres chambres, le *cavum venosum* et le *cavum arteriosum*. Ces deux dernières chambres sont elles-mêmes séparées par une deuxième cloison, le septum vertical, situé dans le même plan que les valvules atrio-ventriculaires.

Durant la systole auriculaire, le sang de l'oreillette gauche passe dans le *cavum arteriosum*. La valvule atrio-ventriculaire gauche, appuyée sur le septum vertical, isole cette chambre et empêche le sang de passer dans le *cavum venosum*. Le sang de l'oreillette droite est dirigé par la valvule atrio-ventriculaire droite, par-dessus le bord libre du « Muskelleiste », dans le *cavum pulmonale*. Une fraction de ce sang passe dans le *cavum venosum*.

Dès le début de la systole ventriculaire, la paroi ventriculaire appuie contre le bord libre du Muskelleiste, séparant *cavum pulmonale* et *cavum venosum*. Le premier sang qui quitte le ventricule est le sang désoxygéné du *cavum pulmonale ;* il passe dans l'artère pulmonaire, dont l'ouverture est située dans la partie antérieure du cavum. Le sang oxygéné du *cavum arteriosum* remonte vers l'orifice atrio-ventriculaire gauche, arrêté par la valvule atrio-ventriculaire gauche. Celle-ci n'est plus appuyée contre le septum vertical, et le sang passe dans le canal interventriculaire ouvert entre le septum et les valves ; puis, dirigé par la face inférieure de la valve atrio-ventriculaire droite, il gagne la crosse aortique droite. Une partie de ce sang ainsi que le sang du *cavum venosum* passent par la crosse aortique gauche.

L'artère pulmonaire transporte du sang désoxygéné, la crosse aortique gauche du sang mélangé et la crosse aortique droite du sang oxygéné. Rappelons que le tronc carotidien est porté par cette crosse.

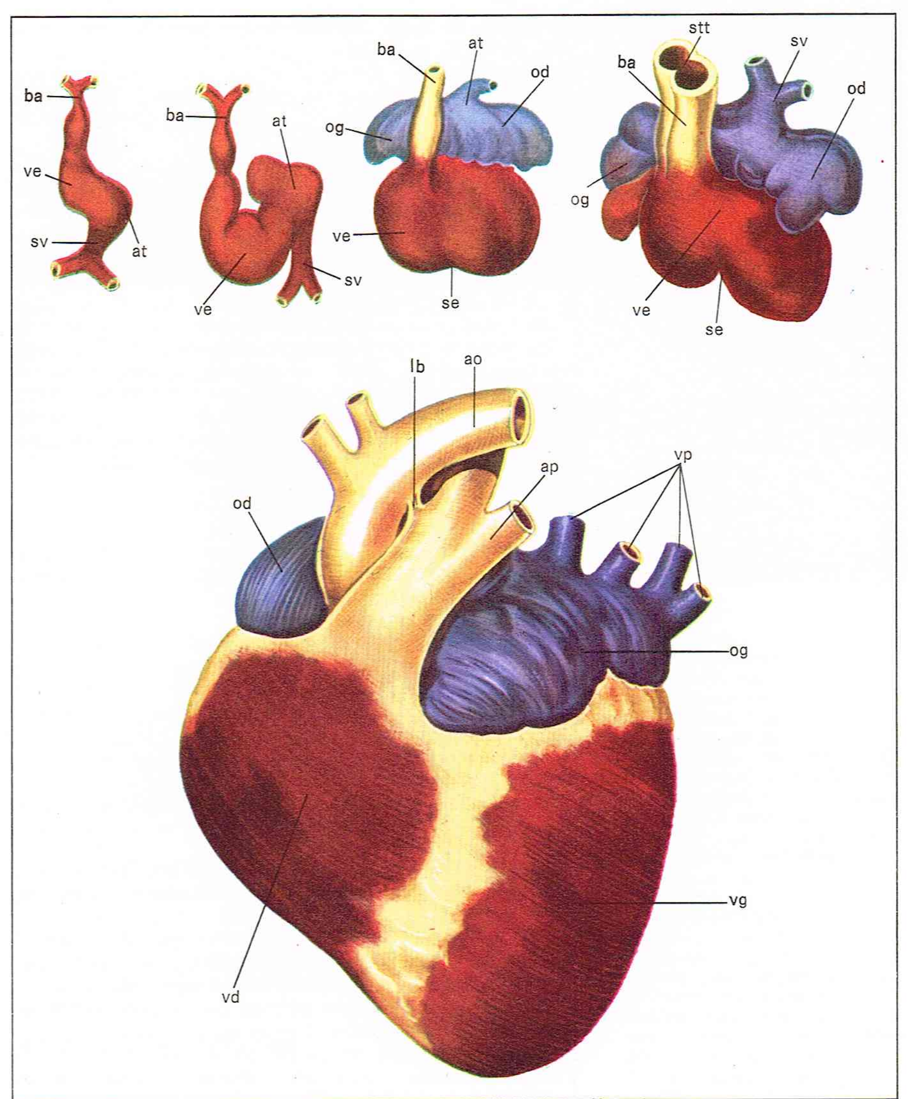


En 1972, Webb a montré que ce schéma, classique, n'était que partiellement exact. En implantant chirurgicalement des thermocouples dans les arcs aortiques de pythons, il a constaté que la température est toujours plus faible dans la crosse aortique gauche que dans la droite ; la température de l'artère pulmonaire est soit intermédiaire, soit plus forte que dans les deux autres troncs. L'interprétation classique ne peut rendre compte de ces faits. En réalité, selon Webb, il y aurait séparation plus ou moins complète du sang veineux des veines caves antérieures et de la veine cave postérieure. Une gouttière de la valvule sino-auriculaire fait passer une grande partie du sang de la veine cave postérieure dans une extension latérale de l'oreillette droite (très développée chez les Ophidiens). Ce sang serait expulsé en dernier, lors de la systole auriculaire, et occuperait seul le *cavum venosum* ventriculaire. C'est donc lui qui passerait par la crosse aortique gauche. Si l'on tient compte du fait que la tête et le cou des Reptiles se réchauffent plus rapidement que les autres régions du corps, cette interprétation est cohérente. La régulation thermique chez les Reptiles se ferait en grande partie par le système circulatoire ; de ce point de vue, le shuntage du sang froid postérieur permettrait de maintenir le gradient de température (très souvent observé) entre la tête et le corps.

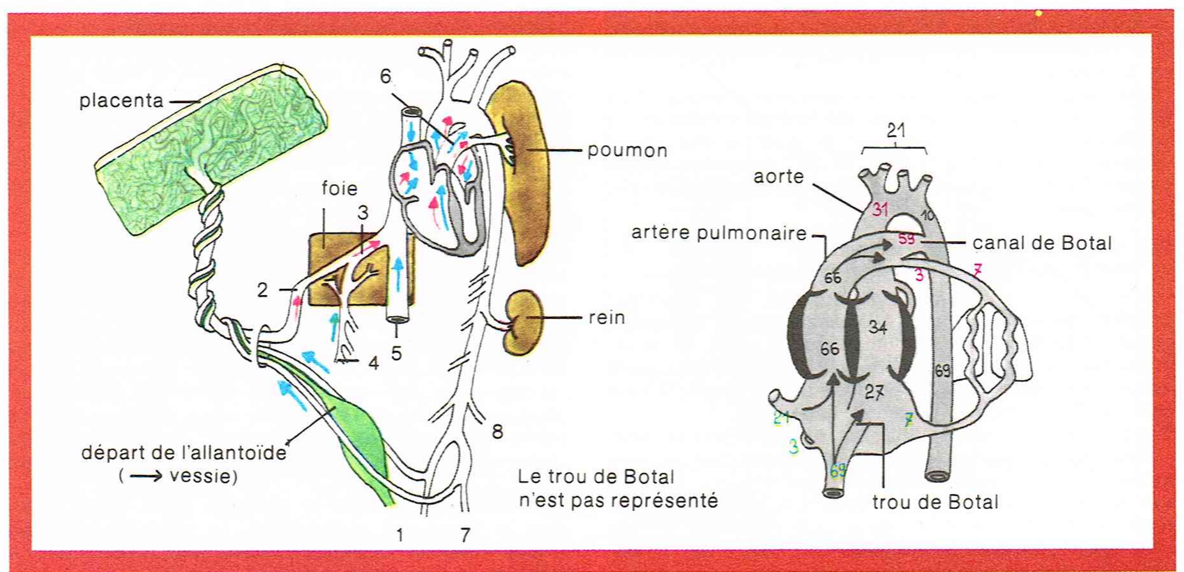
Chez les Crocodiliens, apparaît pour la première fois une cloison interventriculaire. La séparation des sangs est donc totale au niveau cardiaque, mais les deux crosses aortiques se réunissent et un mélange se fait obligatoirement dans l'aorte dorsale. En fait, une communication secondaire des deux crosses à leur départ du cœur *(foramen de Pannizza)* entraîne déjà un certain mélange à ce niveau.

Le cœur des Oiseaux et des Mammifères

La double circulation est effective : la disparition de l'une des crosses aortiques permet à la cloison interventriculaire complète de séparer réellement les deux courants circulatoires. Mais cette séparation ne s'établit qu'au moment même de la naissance. Le sang de l'embryon (Oiseaux) ou du fœtus (Mammifères) passe de l'extrémité caudale de l'aorte dorsale dans les artères allantoïdiennes (ombilicales). Il gagne alors l'allantoïde (Oiseaux) ou le placenta (Mammifères) et s'hématose. De l'allantoïde ou du placenta, le sang revient à l'embryon ou au fœtus par les veines allantoïdiennes (ombilicales ; il n'en existe qu'une seule chez l'homme) ; la droite se jette dans la gauche à son entrée dans le corps. La veine gauche, qui initialement participe au système porte hépatique, se prolonge peu à peu à l'intérieur du foie par élargissement de certains capillaires en un *canal d'Arantius (ductus venosus)*. Celui-ci aboutit à la veine cave postérieure et permet à une grande partie du sang de court-circuiter le système porte hépatique. Des mesures réalisées chez un fœtus de mouton peu avant la naissance ont montré que le sang passe dans l'oreillette droite dans la proportion de 69 % du sang total transitant dans le cœur. Une partie gagne alors l'oreillette gauche (27 %), par un foramen interatrial, le *trou de Botal (foramen ovale)*. L'autre partie (42 %), le sang de retour de la tête par la (Mammifères) ou les (Oiseaux) veines caves supérieures (21 %) et le sang coronarien (3 %) entrent dans le ventricule droit et sont poussés dans le tronc pulmonaire. La plus grande partie de ce sang (59 %) est shuntée dans l'aorte dorsale par le *canal artériel de Botal (ductus arteriosus)*. Le sang qui irriguera le cerveau



I.G.D.A.



Richard Colin

◀ ***Circulation et répartition du sang transitant dans le cœur d'un fœtus de Mammifère ; A, circulation chez l'homme (d'après Kent Jr.) : 1, artère ombilicale ; 2, veine ombilicale ; 3, canal d'Arantius ; 4, veine porte hépatique ; 5, veine cave postérieure ; 6, canal de Botal ; 7, artère iliaque interne ; 8, artère iliaque externe (→ membre) ; B, répartition du sang chez le mouton peu avant la naissance (d'après Rudolph et Heymann).***

est formé du sang oxygéné qui a transité à travers le trou de Botal mélangé à la petite quantité (7 %) revenant des poumons. Ce sang est donc mieux oxygéné que celui qui gagne le reste du corps. Le trou de Botal et le canal artériel permettent donc la mise en court-circuit de la circulation pulmonaire.

A la naissance ou peu avant l'éclosion, l'occlusion réflexe (déclenchée par la pénétration de l'air dans les poumons) du canal artériel, par constriction des fibres musculaires de sa paroi, permet à tout le sang qui emprunte le tronc pulmonaire de gagner les poumons. Le sang pulmonaire afflue brutalement à l'oreillette gauche, et la surpression créée déclenche la fermeture d'un clapet au niveau du trou de Botal. La circulation est alors double.

Dans les semaines qui suivent la naissance, le canal artériel se résorbe (ligament artériel) et des adhérences cicatricielles font disparaître le trou de Botal *(fossa ovalis)*. Un défaut d'occlusion du canal artériel ou d'obturation du trou de Botal provoque une cyanose du nouveau-né, connue sous le nom de maladie bleue.

L'automatisme cardiaque

Le myocarde des Vertébrés est fait de fibres musculaires striées particulières, dont les contractions sont spontanées, rythmiques, indépendantes de la volonté. Celles-ci sont déclenchées par des stimuli naissant au niveau de la membrane de cellules musculaires spécialisées formant le tissu nodal.

Chez les embryons de Vertébrés, le *pace-maker,* centre de l'automatisme cardiaque où naissent les ondes de contraction, est situé dans la paroi du sinus veineux, sous la forme d'un amas de cellules nodales : le *nœud sino-atrial.* Les stimuli gagnent l'extrémité antérieure du cœur par une traînée de tissu nodal, d'où les ondes diffusent à l'ensemble du muscle. Cette disposition subsiste chez les adultes des Poissons, des Amphibiens et peut-être des Reptiles.

Chez les Oiseaux et les Mammifères adultes, le nœud sino-atrial de Keith et Flack de l'oreillette droite (au voisinage du débouché des veines caves) constitue le pace-maker principal, qui impose son rythme à l'ensemble du cœur. On peut, par des changements locaux de température, des excitations électriques, des manipulations chirurgicales, etc., prouver qu'il est bien le point de départ de l'excitation cardiaque. L'onde de contraction se propage aux oreillettes et gagne un deuxième *nœud,* dit *d'Aschoff-Tawara,* situé dans la partie postérieure du septum interauriculaire. Ce nœud transmet l'excitation aux ventricules par le tissu nodal du *faisceau de His,* ramifié en un *réseau,* dit *de Purkinje.* Ce réseau, plus développé chez les Oiseaux, s'étend même aux oreillettes.

Le système veineux

Au début de la vie embryonnaire de tous les Vertébrés, la circulation veineuse, relativement simple, peut être ramenée à un modèle commun de base. Avec la poursuite du développement, l'organisation des troncs veineux est progressivement modifiée par la disparition ou l'addition de nouveaux éléments. Les modifications, peu importantes chez les Sélaciens, sont beaucoup plus nombreuses chez les formes plus évoluées.

Les principaux troncs veineux peuvent être ramenés à trois composants : le système des veines cardinales, le système des veines latérales et le système des veines vitellines. Chez les Dipneustes et les Tétrapodes, la respiration pulmonaire implique le développement des veines pulmonaires.

▶ Page ci-contre, en bas, à gauche, représentation schématique du système veineux chez les Anamniotes : en pointillé, vaisseaux embryonnaires oblitérés (d'après Kent Jr.). A droite, origine de la veine cave postérieure chez une tortue (Chrysemys sp.) *: en pointillé, le mésonéphros; CP, veine cave postérieure; Card. P, veine cardinale postérieure; PR, veine porte rénale; S.C., veine sous-clavière (d'après Ryke).*

Les principaux troncs veineux et leurs modifications chez les Sélaciens

L'embryon de squale (de roussette par exemple) possède des troncs veineux qui peuvent servir de modèle commun de base. Les modifications au cours du développement y sont peu importantes; l'étude du système veineux des squales est un point de départ excellent pour comprendre celui des Vertébrés supérieurs.

Système des veines cardinales, système porte rénal

Deux veines cardinales antérieures collectent le sang de la tête; deux veines cardinales postérieures, latérales aux reins, drainent le sang du tronc. Les cardinales antérieure et postérieure d'un même côté s'unissent en une cardinale commune transversale, ou *canal de Cuvier,* qui débouche dans le sinus veineux. Au tout début de la morphogenèse, le sang de la queue passe sous l'intestin dans une veine sous-intestinale. La veine caudale entre en relation avec les cardinales postérieures puis rompt sa connexion avec la sous-intestinale. Le sang de retour par la queue longe les reins. Des veines rénales afférentes se forment à l'extrémité caudale des cardinales postérieures et envoient des capillaires vers les tubules du mésonéphros (jamais vers les glomérules). De plus en plus de sang venant de la queue transite par les reins pour revenir dans les cardinales. Un réseau de veines sous-cardinales se forment alors sur le bord interne des reins, au voisinage de l'aorte. Ces veines rejoignent les veines cardinales postérieures, en avant des reins. Celles-ci vont alors s'interrompre à ce niveau. Tout le sang de la queue passe par les reins; l'ancienne veine cardinale postérieure devient la veine porte rénale de Jacobson. Ce système porte rénal présente de grandes variations chez les Poissons osseux. Il est absent chez les Cyclostomes, où les cardinales postérieures ne font que recevoir le sang des veines rénales efférentes, issues du rein.

Système des veines latérales

Chaque veine latérale prend naissance au niveau d'une nageoire pelvienne, dont elle recueille le sang, et remonte vers les canaux de Cuvier. Au niveau de la nageoire pectorale, elle reçoit une veine brachiale. La partie de la veine latérale comprise entre la veine brachiale et le canal de Cuvier devient la veine sous-clavière. Les Poissons osseux, sauf les Dipneustes et les Crossoptérygiens, ne possèdent pas de veines latérales.

Système des veines vitellines, système porte hépatique

Les premiers vaisseaux différenciés chez tous les embryons de Vertébrés sont les deux veines vitellines, ou omphalo-mésentériques, qui courent sur le sac vitellin ou sous l'archentéron (Amphibiens) et gagnent le sinus veineux en formation. Une de ces veines, généralement la gauche, entre en connexion avec une veine sous-intestinale qui se prolonge par une veine caudale. Le foie, en se différenciant, incorpore les parties antérieures des veines vitellines, lesquelles s'interrompent et donnent les capillaires veineux du système porte hépatique. Les veines vitellines s'unissent et, avec la veine sous-intestinale, qui n'est plus en continuité avec la caudale, forment la veine porte hépatique. Entre le foie et le sinus veineux, la portion antérieure des veines vitellines donne les deux veines sus-hépatiques.

Les principaux troncs veineux des Tétrapodes

Le système veineux de l'embryon des Tétrapodes est très proche de celui de l'embryon des Sélaciens.

Système des veines cardinales, veines caves

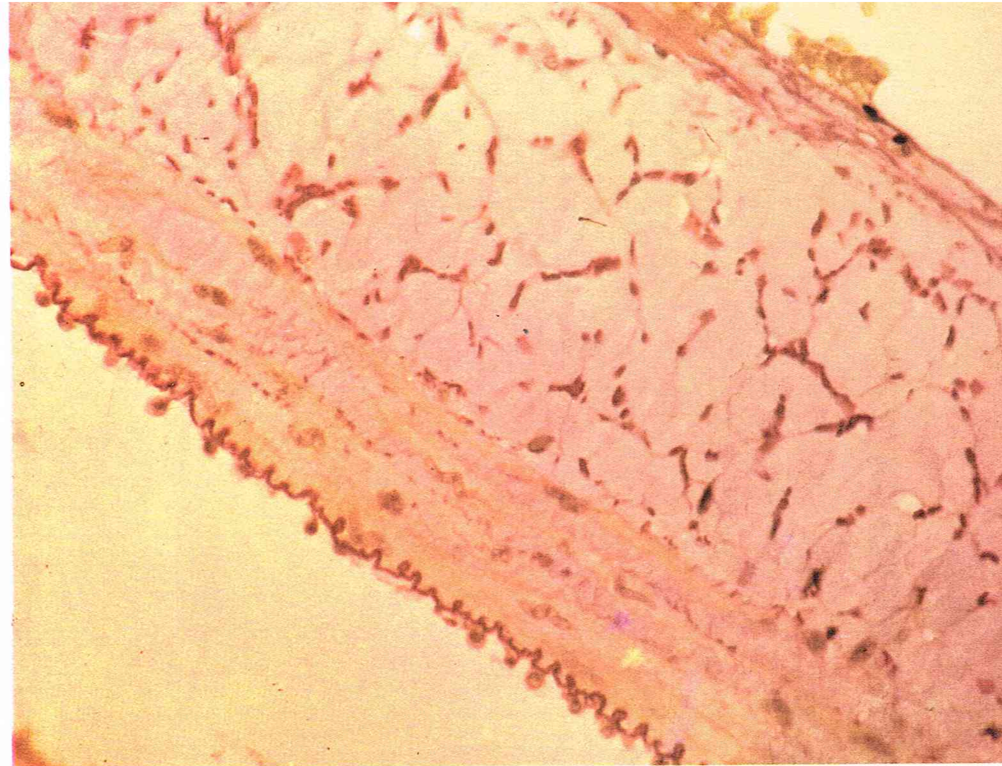
Chez les Tétrapodes, les canaux de Cuvier sont devenus les veines caves antérieures et les veines cardinales antérieures sont dénommées veines jugulaires internes. Si de nombreux Mammifères possèdent les deux veines caves antérieures, d'autres, comme l'homme, perdent la veine cave antérieure gauche durant leur vie embryonnaire. Un vaisseau néoformé, le tronc brachiocéphalique gauche, permet à la veine cave droite de collecter le sang des veines sous-clavière, jugulaire externe et jugulaire interne gauches. Chez ces Mammifères, le tronc brachiocéphalique droit (autrefois veine innominée) n'est qu'une portion du canal de Cuvier droit. La portion tout à fait proximale de la veine cave gauche subsiste et devient la veine coronarienne.

Le développement d'un nouveau vaisseau, la veine cave postérieure, affecte la destinée des veines cardinales postérieures. Chez les Urodèles, celles-ci subsistent et conservent même leur relation avec la caudale. Mais à partir du réseau des veines sous-cardinales se développe un gros tronc veineux médian, la veine cave postérieure, qui les remplacera fonctionnellement dans la collecte du sang des rénales efférentes. Le foie qui se développe entoure cette veine cave mais n'en provoque pas la capillarisation; elle capture par contre les veines sus-hépatiques avant de rejoindre le sinus veineux. Chez les autres Tétrapodes non mammaliens, les cardinales disparaissent en avant des reins, et la veine cave subsiste seule.

Le système porte rénal disparaît après s'être formé chez le fœtus des Mammifères. Le sang de la queue et des membres postérieurs passe directement dans la veine cave. Des fragments des veines cardinales posté-



G. Volle



G. Volle - préparation S. Busson - Mabillot

▲ *A gauche, coupe longitudinale de* **muscle cardiaque** *de Mammifère : il est constitué de fibres striées, uninucléées, de* **100 à 200** μ *de longueur. Ces fibres, aux extrémités bifurquées, s'unissent aux fibres voisines par des surfaces spécialisées, les disques intercalaires. A droite, coupe transversale de* **veine** *moyenne de Mammifère; en partant de la lumière :* **intima** *avec endothélium et limitante élastique;* **média** *réduite avec fibres musculaires et rares fibres élastiques;* **adventice** *épaisse avec réseau de fibres élastiques.*

rieures peuvent subsister, comme les veines azygos et hémiazygos, unies par une anastomose transverse. Elles irriguent les espaces intercostaux ainsi que la colonne vertébrale.

Système des veines latérales, veines allantoïdiennes

Chez les Tétrapodes, les veines latérales sont englobées dans le foie, qui les capture. Le sang qu'elles transportent participe au système porte hépatique; elles perdent donc leur communication avec le sinus veineux et ne participent plus au drainage du sang des membres antérieurs. En outre, elles perdront progressivement leur rôle dans la collecte du sang des membres postérieurs; le processus de désengagement s'amorce avec l'apparition d'une veine iliaque externe, faisant communiquer veine fémorale et veine porte rénale. Chez les Amphibiens, les veines latérales fusionnent en une veine abdominale impaire, alors qu'elles restent doubles chez les Reptiles. Chez les Amniotes, elles donnent, durant la vie embryonnaire, les veines allantoïdiennes (ombilicales). Chez l'adulte des Oiseaux et des Mammifères, elles disparaissent.

Système des veines vitellines, système porte hépatique

Le système porte hépatique est le même chez tous les Vertébrés. Il collecte le sang veineux issu du tube digestif. Chez les Tétrapodes, le système des veines latérales y participe.

Les veines pulmonaires des Vertébrés

Les veines pulmonaires des Vertébrés drainent le sang des poumons et aboutissent dans la partie gauche de l'atrium ou dans l'oreillette gauche. Chez les Dipneustes et les Amphibiens, les veines pulmonaires gauche et droite s'unissent avant de déboucher dans le cœur. Lorsqu'un poumon manque, la veine correspondante ne se développe pas.

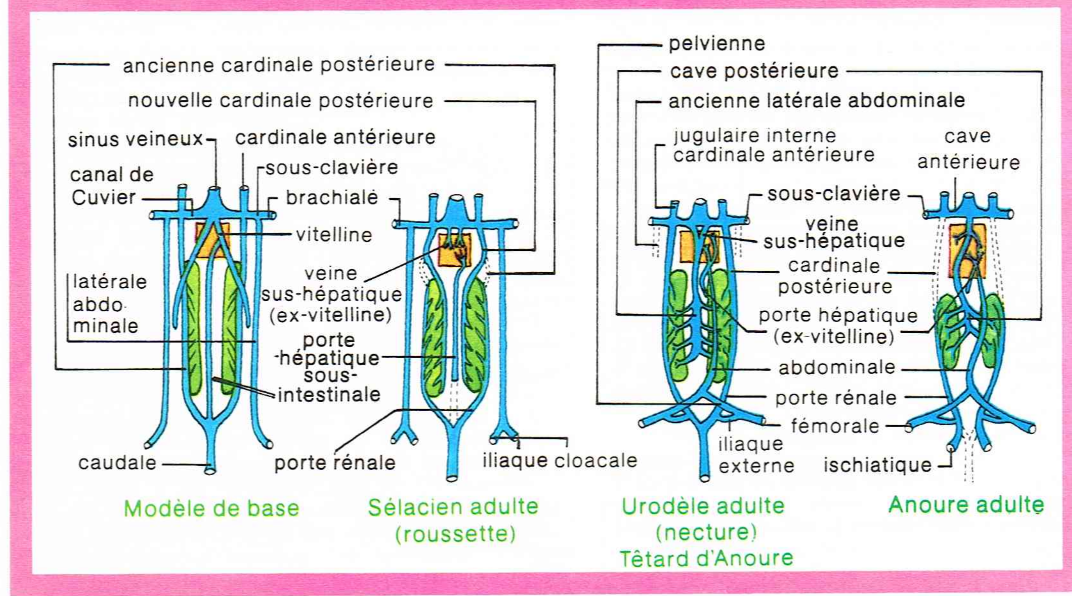
La circulation sanguine et sa régulation

Le fonctionnement de la pompe cardiaque imprime au sang une certaine pression et permet sa circulation dans le circuit fermé que constituent les artères, les capillaires et les veines.

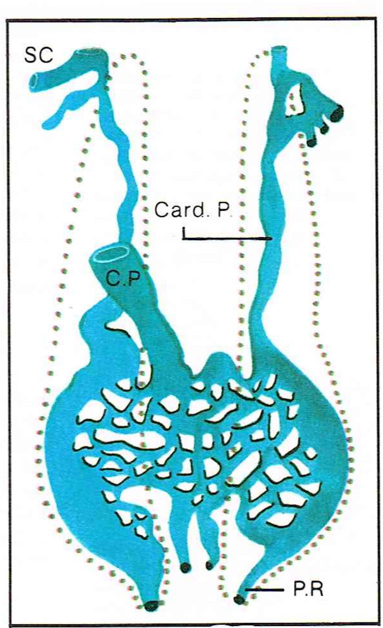
La circulation sanguine

La pompe cardiaque

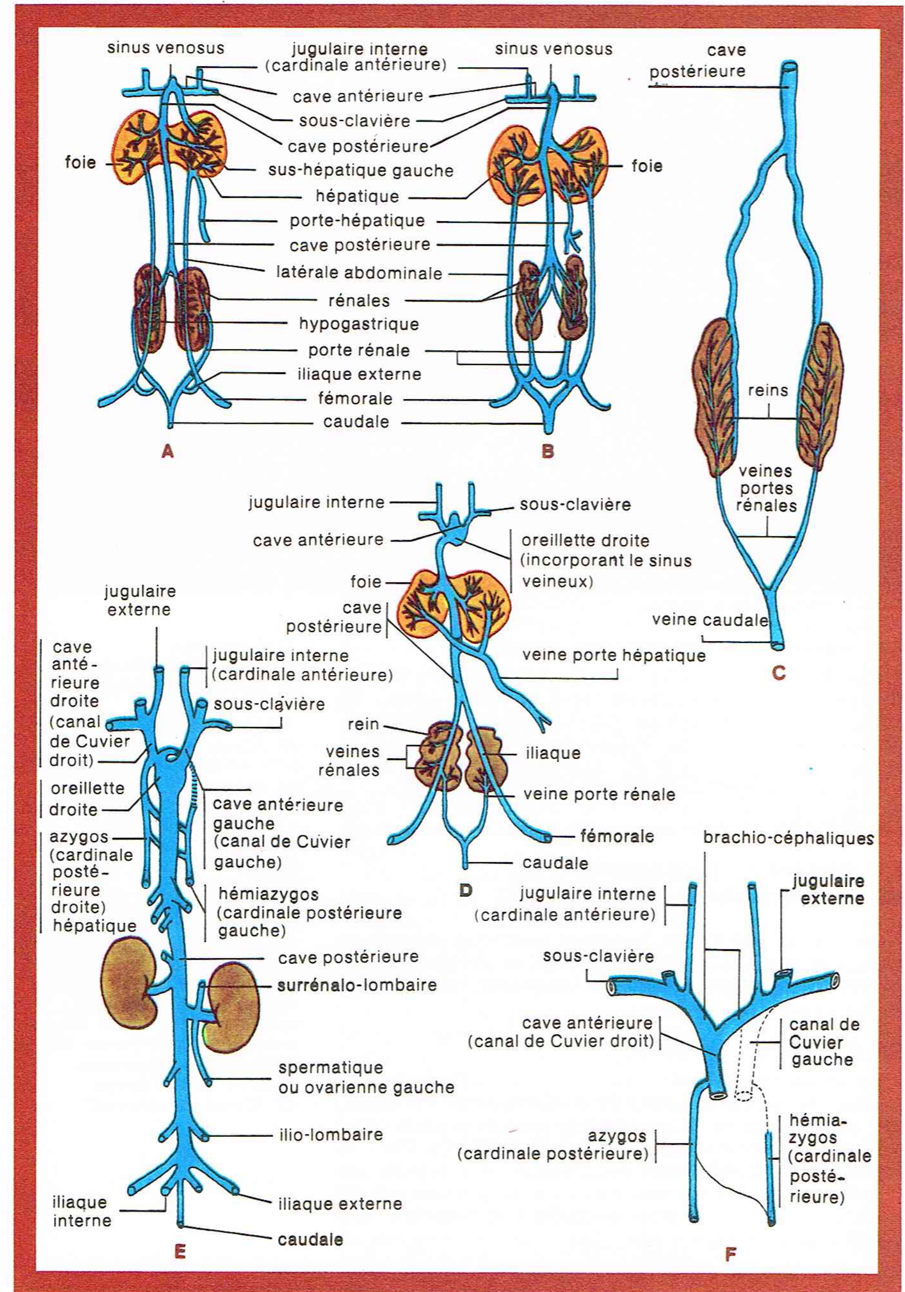
Chez les Vertébrés à sang froid, la fréquence est basse; elle s'élève lorsque la température extérieure croît (40 à 50 cycles par minute chez la grenouille à 20 °C). Chez les Mammifères, la fréquence est d'autant plus grande que la taille de l'espèce est plus petite : chez la souris elle est de 520 à 800, chez le lapin de 120 à 150, chez le cheval de 35 à 40. Elle décroît avec l'âge : chez l'homme elle est



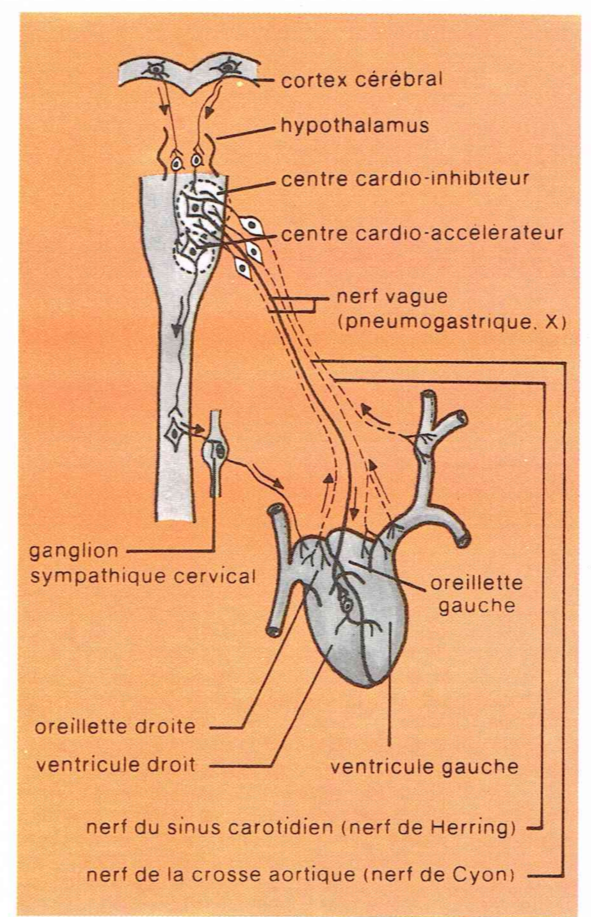
Richard Colin



Richard Colin



Richard Colin



Richard Colin

▲ *A gauche,* **système veineux** *des* **Amniotes :** *A,* **tortue** *; B,* **alligator** *; C,* **serpent** *; D,* **Oiseau** *; E,* **lapin** *; F,* **chat et homme.** *A droite,* **représentation schématique du contrôle du rythme cardiaque** *chez un* **Mammifère** *(d'après Hoar).*

de 130 à 140 chez le fœtus et se fixe à 75-80 vers l'âge de 20 ans.

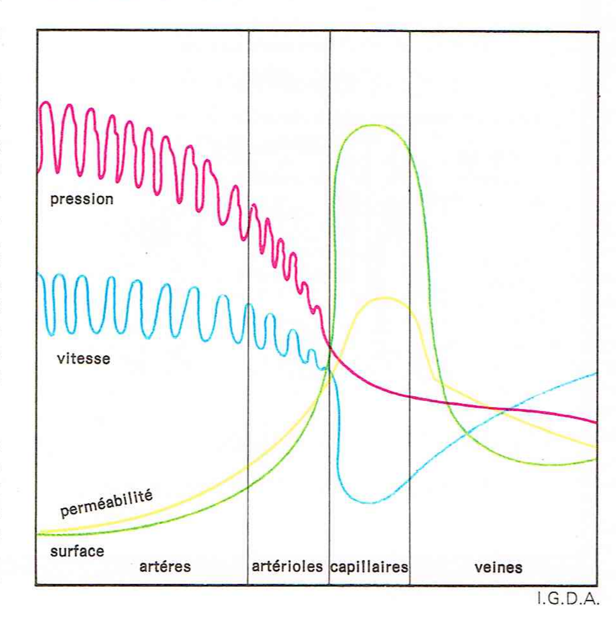
Chez l'homme au repos, le volume de l'ondée systolique est de 70 ml environ ; le débit par minute est donc de 5 à 6 litres, soit à peu près le volume sanguin total, 1/13 du poids du corps. Ce débit présente des variations physiologiques liées, entre autres, aux variations du milieu extérieur, à l'importance du travail musculaire. Pour satisfaire aux besoins métaboliques des tissus (O_2, glucose...), il peut atteindre 20 à 30 litres par minute. Un tel débit est obtenu par l'accélération cardiaque et l'accroissement du volume de l'ondée systolique. Cette dernière correspond à une évacuation plus complète des ventricules, liée à une contraction plus puissante. Le système nerveux contrôle l'énergie des contractions et le rythme du cœur, permettant ainsi d'adapter le débit cardiaque aux besoins de l'organisme.

Les artères et la pression artérielle

Grâce à leur élasticité, l'aorte et les gros troncs artériels se distendent sous l'afflux brutal de sang au moment de la systole ventriculaire (pouls). Leurs parois reviennent progressivement sur elles-mêmes, le reflux étant empêché par les valvules sigmoïdes au départ des troncs aortique et pulmonaire. Le flot sanguin intermittent se trouve transformé en un écoulement continu. La pression artérielle dépend du débit cardiaque et de la « résistance » opposée par les artérioles situées en aval. Cette pression oscille entre une valeur maximale (120 mm Hg) au moment de la systole et une valeur minimale (80 mm Hg) en fin de diastole. Cette pression décroît à travers les segments successifs de l'appareil circulatoire. Ce « gradient » assure la circulation.

Les artérioles et la répartition du sang aux organes

La paroi des artérioles est surtout musculaire. Leur calibre peut être modifié par le jeu de cette musculature placée sous le contrôle du système nerveux. Des fibres antagonistes se distribuent à leur tunique musculaire en fibres vaso-constrictrices sympathiques, vaso-dilatatrices sympathiques et parasympathiques. Ces fibres sont sous la dépendance des centres vaso-constricteur et vaso-dilatateur bulbaires.



I.G.D.A.

▶ *Représentation* **graphique** *de la* **circulation vasculaire** *montrant l'évolution de la perméabilité.*

Les artérioles freinent l'écoulement du sang et maintiennent en amont une pression artérielle élevée. La chute de pression à leur niveau va donc être importante (55 %). Les artérioles vont régler la distribution du sang en favorisant l'écoulement vers les organes en pleine activité.

Les veines et la mise en réserve du sang

Les veines, grâce à la structure de leurs parois (minces et relativement pauvres en dispositifs musculo-cutanés), peuvent servir de réservoir, à volume variable, en fonction du jeu des artérioles et de la mise en service de circuits capillaires plus ou moins nombreux. Le gradient de pression le long des veines est faible : de 10 à 15 mm Hg à l'extrémité veineuse des capillaires, voisine de 0 au débouché des veines dans le cœur. Le retour est facilité par les contractions musculaires, les valvules en nids de pigeon dans les segments travaillant contre la pesanteur (dans les membres inférieurs) ainsi que par le vide relatif au niveau du thorax lors de l'inspiration...

La régulation de la circulation sanguine

Elle est bien connue chez les Mammifères.

Les centres cardio-vasculaires bulbaires et leur mise en jeu

L'ajustement fonctionnel de l'appareil circulatoire est garanti par l'activité réflexe de deux centres coordinateurs bulbaires :

— un *centre cardio-régulateur* (décomposé en centres cardio-modérateur et cardio-accélérateur), d'où partent des fibres parasympathiques (nerf pneumogastrique X) cardio-modératrices et des fibres sympathiques cardio-accélératrices. Ces fibres sont distribuées dans la région du nœud sinusal (pace-maker) ;

— un *centre vaso-moteur* (décomposé en centres vaso-constricteur et vaso-dilatateur), d'où partent des fibres vers les vaisseaux, en particulier les artérioles, dont elles règlent le calibre en fonction des besoins de la circulation.

Ces centres sont informés par des afférences sensitives en provenance du cœur et des vaisseaux. Des barorécepteurs disposés dans la tunique moyenne de tous les gros vaisseaux de la région du cœur « informent » les centres sur le niveau de la pression sanguine : une augmentation de pression dans les veines caves se traduit par une augmentation du débit cardiaque ; une pression aortique élevée déclenche des réflexes cardio-modérateurs et vaso-dilatateurs.

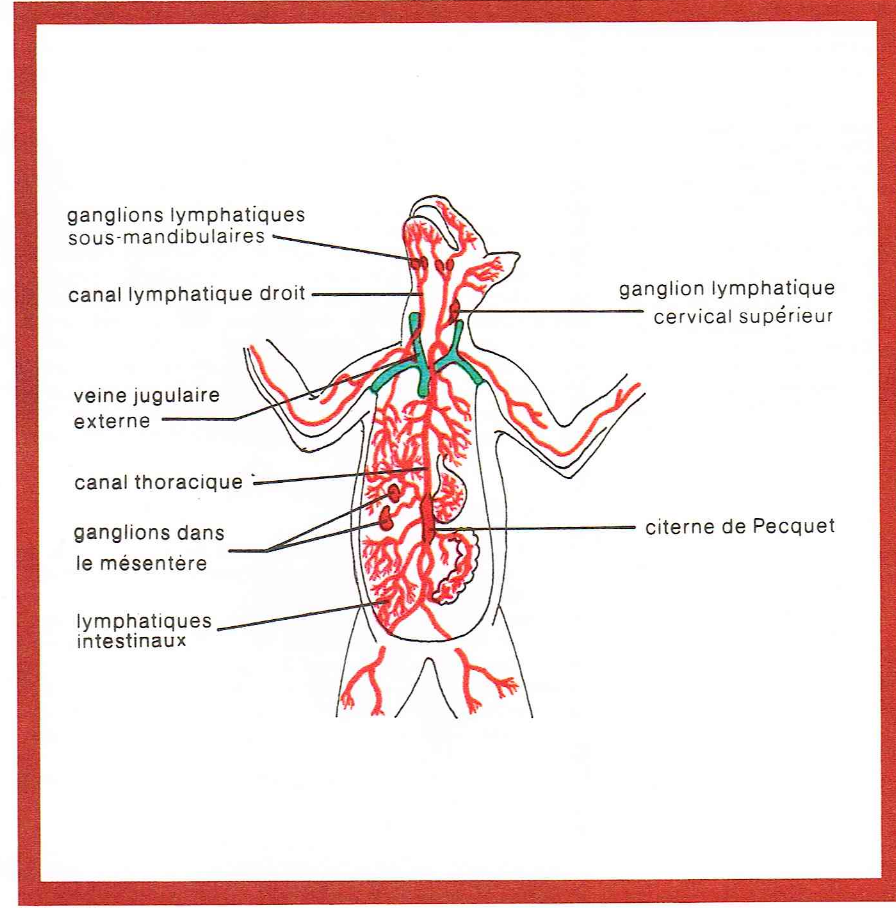
Trois organes spécialisés, placés aux points de bifurcation des carotides et dans la concavité de la crosse aortique, informent les centres (par les nerfs de Hering et de Cyon) sur la pCO_2 du sang artériel : toute augmentation de la tension du CO_2 dans le sang provoque une cardio-accélération et une vaso-constriction, et toute diminution déclenche les phénomènes inverses.

L'importance physiologique de ces mécanismes est considérable. La constance du rythme cardiaque suppose un équilibre entre les actions antagonistes permanentes des systèmes para- et orthosympathiques. Chez un individu normal, le tonus parasympathique prédomine, exerçant une action modératrice permanente. La marge de variation concerne donc surtout les augmentations d'activité, les demandes se faisant toujours dans ce sens (émotion, travail musculaire...).

La régulation de la circulation capillaire

Le fonctionnement de la pompe cardiaque, la circulation du sang dans les artères et les artérioles, la circulation de retour par les veines sont seulement au service de la circulation capillaire puisque c'est elle qui assure les échanges nutritifs tissulaires et l'hématose au niveau des poumons. Ce dernier point ayant déjà été étudié, nous nous intéresserons plus particulièrement à la circulation capillaire au niveau des tissus.

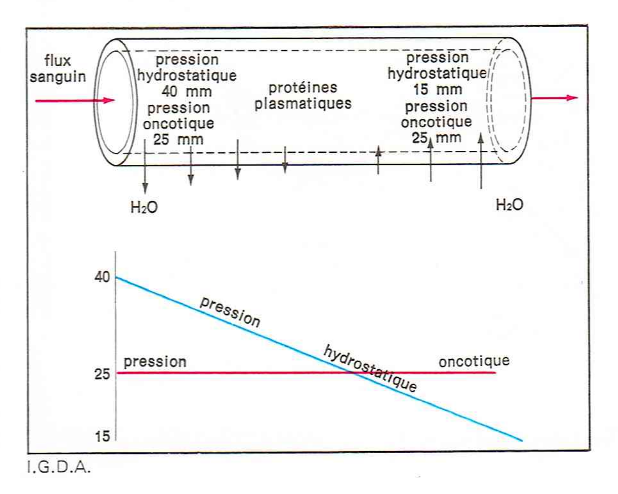
Le nombre des capillaires en service varie énormément avec le degré d'activité tissulaire. Certains capillaires ont un trajet direct, alors que d'autres, en dérivation, forment des réseaux latéraux d'irrigation dans lesquels le sang peut être admis ou non suivant les besoins tissulaires. Des microsphincters disposés au départ de ces circuits « secondaires » en contrôlent l'accès. Ce contrôle se ferait par des mécanismes humoraux où l'adrénaline, certains métabolites (O_2) ou des substances plus spécifiques amèneraient l'ouverture des sphincters. L'irrigation de chaque territoire s'adapterait ainsi aux besoins tissulaires du moment.



Richard Colin


▲ ***Représentation schématique du système lymphatique d'un Mammifère (d'après Kent Jr.).***

La pression, qui a encore diminué de 25 % au niveau des artérioles, est basse ; le volume total du compartiment capillaire peut être très grand et le courant sanguin devient lent. Les membranes, souvent fenestrées, des capillaires représentent alors une énorme surface d'échanges. La plupart des constituants du sang diffusent librement à travers la membrane des capillaires. Le flux net de liquide passant dans les espaces tissulaires est faible. Ce flux est régulé par la différence entre la pression hydrostatique dans les capillaires et la pression osmotique due aux protéines plasmatiques (pression oncotique). Les protéines, ne traversant pas la paroi des capillaires, créent une pression faible, du fait de la taille des molécules, mais appréciable. L'eau aurait donc tendance à diffuser de la lymphe vers le sang. La pression hydrostatique décroissante permet un flux sortant à l'extrémité artériolaire du capillaire et un flux entrant à l'extrémité veineuse. L'effet global correspond à un faible passage vers les tissus. Le liquide exsudé devient la lymphe. Celle-ci est réabsorbée par les capillaires lymphatiques en doigts de gant et, par les vaisseaux lymphatiques, regagne le système veineux et la circulation générale.



I.G.D.A.

◀ ***Représentation schématique du mécanisme de la filtration capillaire.***

LE MILIEU INTÉRIEUR ET LA CIRCULATION CHEZ LES INVERTÉBRÉS

Si les échanges entre le milieu interne et leur milieu ambiant sont faciles chez les Protozoaires, il n'en est pas de même chez les Métazoaires. Le liquide interstitiel, ou *lymphe,* qui occupe l'espace extracellulaire, y est l'intermédiaire qui véhicule les composés organiques et minéraux d'une cellule à l'autre, d'un organe à l'autre, du milieu externe au milieu interne. Tant que l'animal est petit, la circulation de la lymphe entre les cellules est assurée par les mouvements de l'animal lui-même. Dès qu'il atteint une grande taille ou un degré d'organisation complexe, il se développe un appareil circulatoire formé de vaisseaux qui enferme plus ou moins le liquide intérieur. Ce système circulatoire peut être de deux types : lorsqu'il est ouvert, les liquides circulant et interstitiel ne font qu'un et constituent l'*hémolymphe ;* lorsqu'il est fermé, le liquide circulant, le *sang,* est différent du liquide extracellulaire, la *lymphe.* L'hémolymphe et le sang sont propulsés dans les vaisseaux par des organes contractiles (vaisseaux, cœur).

Le milieu intérieur

Il est constitué par un liquide salin qui occupe plus ou moins de place. Chez les Invertébrés à système circulatoire fermé, deux données permettent de caractériser son importance : le *volume sanguin* et le *volume extracellulaire* (respectivement 5,8 % et 28 % du poids frais de la pieuvre). Chez ceux qui présentent un système circulatoire ouvert, le volume sanguin (plus important) correspond au volume extracellulaire (chez les moules et les chitons, respectivement 51 % et 90 % du poids frais). Ce volume varie en fonction de l'état physiologique de l'animal : ainsi chez l'araignée de mer il représente 29 % après la mue et 8 % pendant l'intermue.

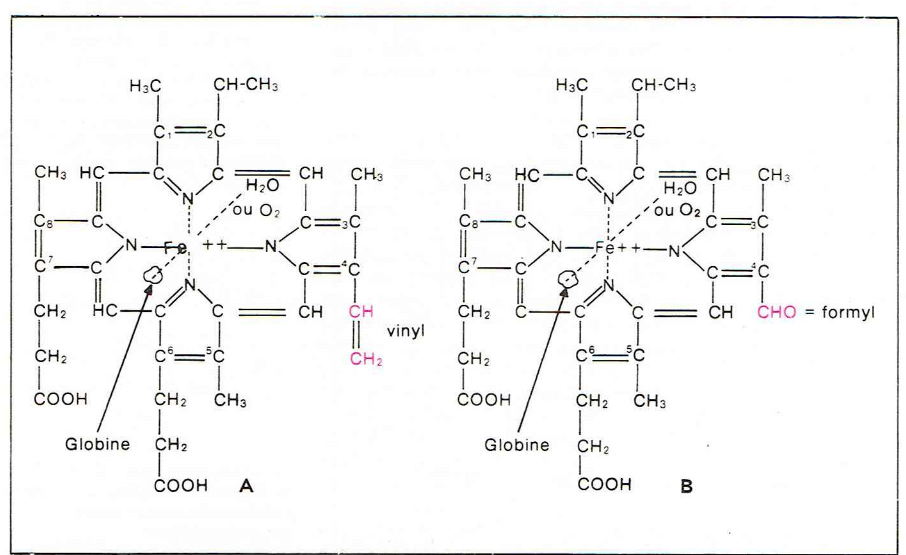
Composition en sels

Tous les ions présents dans la mer se retrouvent dans l'hémolymphe des Invertébrés. Chez les animaux marins, la composition saline du liquide intérieur est voisine de celle de l'eau de mer. Chez les animaux d'eau douce, la teneur en sel est de 5 à 10 fois plus faible ; elle est cependant de 10 à 100 fois plus élevée que celle du milieu ambiant. Chez les animaux terrestres (Insectes), les résultats sont très variables d'un animal à l'autre ; il y a, en général, beaucoup de potassium.

Composition en protéines

Le liquide intérieur des Invertébrés contient de nombreuses protéines. Certaines ont été caractérisées par leurs activités enzymatiques (anhydrase carbonique des Sipunculiens et de l'arénicole) ; d'autres, moins connues (les plus nombreuses), n'ont pu être caractérisées que par leur distance de migration en électrophorèse (leur nombre et leur vitesse de migration sont caractéristiques de l'espèce et de l'état physiologique de l'animal étudié) ; d'autres enfin, les plus connues, sont des métallo-protéines qui se combinent réversiblement avec l'oxygène (pigments respiratoires). Elles sont de quatre types.

▼ ***Structure comparée des* porphyrines *des* hémoglobines *(A) et des* chlorocruorines *(B).***



Richard Colin

— *Les hémoglobines.* Elles sont constituées d'une protéine, la *globine* (de poids moléculaire variant de 23 600 à 3 000 000 en fonction de l'animal), attachée à un atome de fer qui est lui-même lié à une porphyrine. Les hémoglobines se rencontrent chez certains Nématodes, tous les Némertes, certains Annélides, certains Crustacés (Branchiopodes, Ostracodes, Copépodes) et chez certains Insectes (chironomes). Elles peuvent être en solution, ou associées à des cellules. Elles peuvent être l'unique pigment respiratoire de l'animal ou être en compagnie d'un autre pigment, tel que la chlorocruorine (chez les Serpuliens). Les Invertébrés semblent aptes à synthétiser la porphyrine ; chez l'arénicole, cette synthèse se ferait dans des cellules voisines du vaisseau dorsal antérieur. Toute déficience du milieu externe en oxygène entraîne pour l'animal qui y vit une augmentation de la synthèse d'hémoglobine ; ainsi, les daphnies deviennent rouges en milieu pauvre en oxygène.

— *Les chlorocruorines.* Elles ne diffèrent des hémoglobines que par la porphyrine qui porte un formyl à la place d'un vinyl. On les trouve dans quatre familles d'Annélides : les Serpulidés, les Sabellidés, les Chlorhémidés et les Ampharétidés.

— *Les hémérythrines.* Elles sont constituées par une protéine liée à un métal : le fer. Associées à des cellules ou à des corpuscules, elles ont été trouvées chez les Sipunculiens, chez la lingule (Brachiopode) et chez *Magelona* (Annélides).

— *Les hémocyanines.* Elles sont constituées par une protéine liée à du cuivre. Les protéines ont un poids moléculaire allant de 50 000 à 74 000 ; toutefois, comme elles ont tendance à s'agglomérer entre elles, le poids moléculaire du pigment est beaucoup plus grand (397 000 pour l'hémocyanine de la crevette *Pandalus borealis ;* 6 680 000 pour celle de l'escargot). Quand le pigment est oxygéné, une partie du cuivre est à l'état cuivrique, ce qui lui donne une couleur bleue. Ce pigment caractérise les Mollusques Gastéropodes et Céphalopodes ; il existe aussi, dans l'hémolymphe des limules, des Arachnides et des Malacostracés.

Composition en acides aminés libres

Le taux d'acides aminés libres est toujours très élevé chez les Invertébrés : 64 mg/100 ml chez le homard, 80 mg/100 ml chez l'écrevisse, 350 à 450 mg/100 ml chez *Nephtys* (Polychètes) et de 290 à 2 430 mg/ 100 ml chez les Insectes. Les acides aminés les plus courants sont : la *glycine,* l'*acide glutamique,* l'*alanine.* Leur teneur varie d'une espèce à l'autre et en fonction de l'état physiologique.

Composition en hydrates de carbone

Le liquide extracellulaire des Invertébrés contient différents sucres, dont le taux est directement lié à l'état de jeûne des animaux. Chez les Insectes, on observe un taux assez élevé de *tréhalose,* taux variable en fonction de l'état physiologique : chez *Hyalophora cecropia* par exemple, la larve en contient 2 000 mg/100 ml d'hémolymphe, la chrysalide 600 mg/ml, et la chrysalide en diapause de 150 à 300 mg/100 ml.

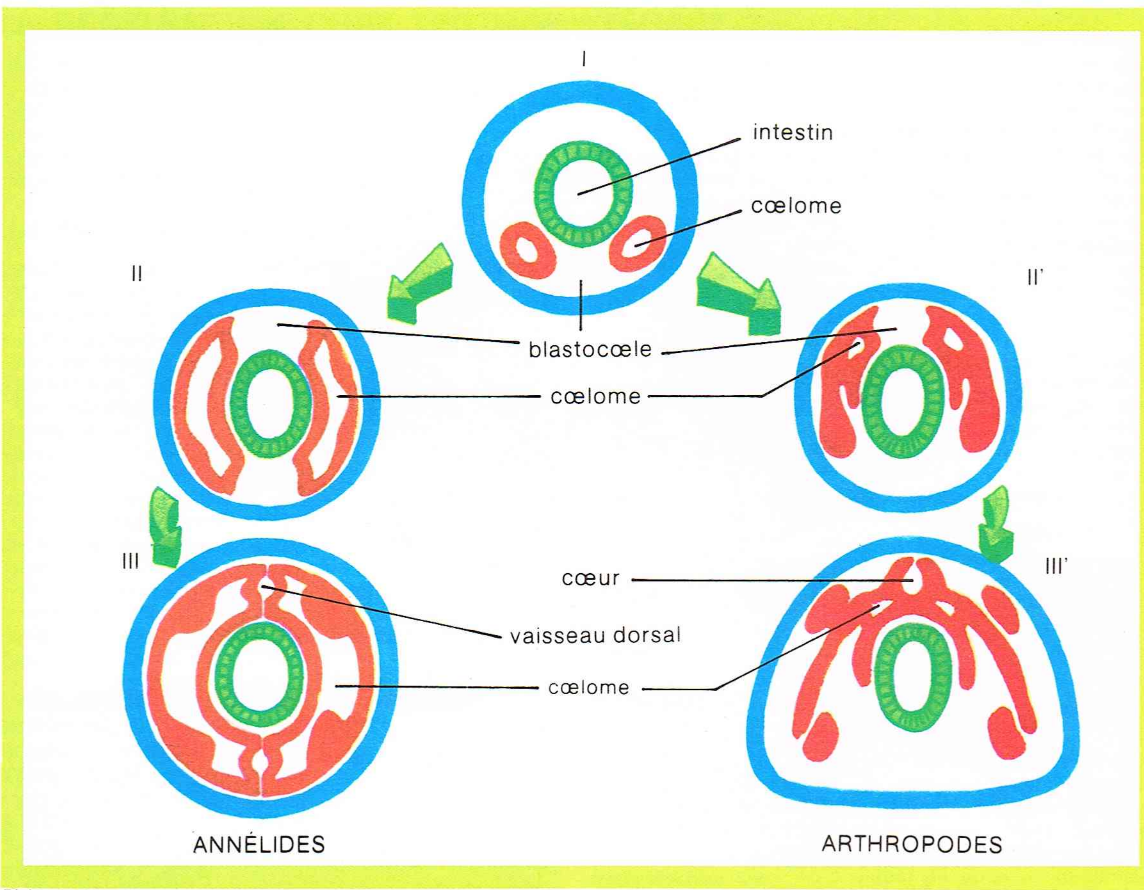
Composition en pigments

Plusieurs pigments ont été couramment trouvés dans l'hémolymphe des Invertébrés ; ce sont : le β-*carotène* chez le doryphore, la *biliverdine* chez les Orthoptères et certains Lépidoptères, les *aphines* chez les pucerons.

Les éléments figurés

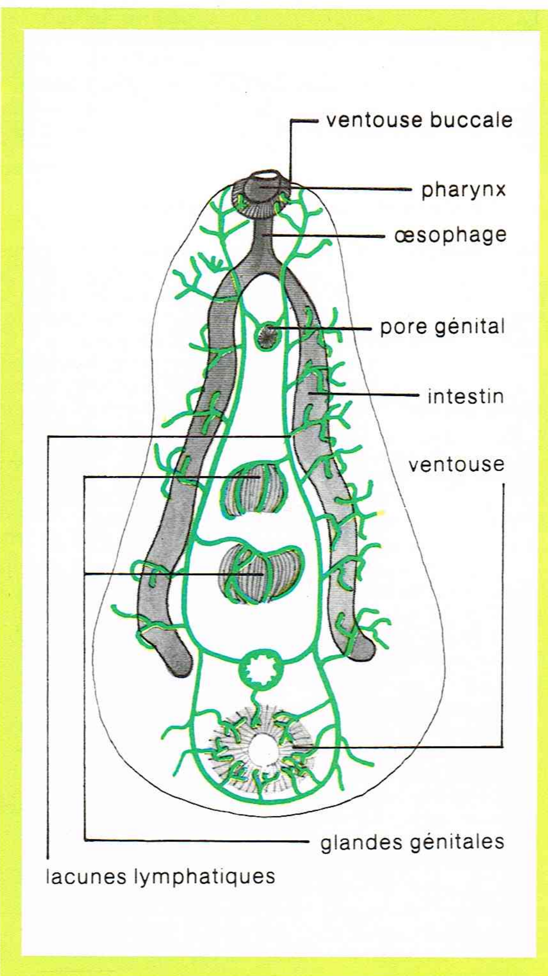
Le liquide extracellulaire des Invertébrés contient un grand nombre de cellules en suspension. Leur nombre varie en fonction de plusieurs facteurs : l'espèce, l'âge de l'animal (chez *Galleria melonella,* le nombre varie de 4 000 à 1 500/mm³), l'état physiologique (*Cancer pagurus :* 30 000/mm³ avant la mue, 6 000 après la mue). Ces cellules peuvent être classées en deux groupes : les *cellules hyalines,* ou *agranulocytes,* ont un noyau volumineux dans un cytoplasme incolore ; les *granulocytes* ont un petit noyau dans un cytoplasme bourré d'inclusions.

Alors que les premières n'ont été trouvées que chez quelques animaux (Éponges, Cnidaires, Trématodes, Nématodes, Lamellibranches, Crustacés, Insectes) et ont un rôle peu connu (dans la phagocytose et le colmatage des blessures), les secondes ont été trouvées chez tous les Invertébrés et semblent, outre le rôle qu'elles jouent



Richard Colin

◀ *Évolution de la* **cavité générale primaire** *(reste du blastocœle) et des* **cœlomes** *chez les* **Annélides** *et les* **Arthropodes** *: I, conditions primitives; II et III, chez les Annélides, la cavité générale primaire est réduite peu à peu au système circulatoire et les cœlomes forment une cavité générale secondaire qui est plus ou moins cloisonnée; II' et III', chez les Arthropodes, les cœlomes restent très petits et la cavité générale correspond au blastocœle.*



Richard Colin

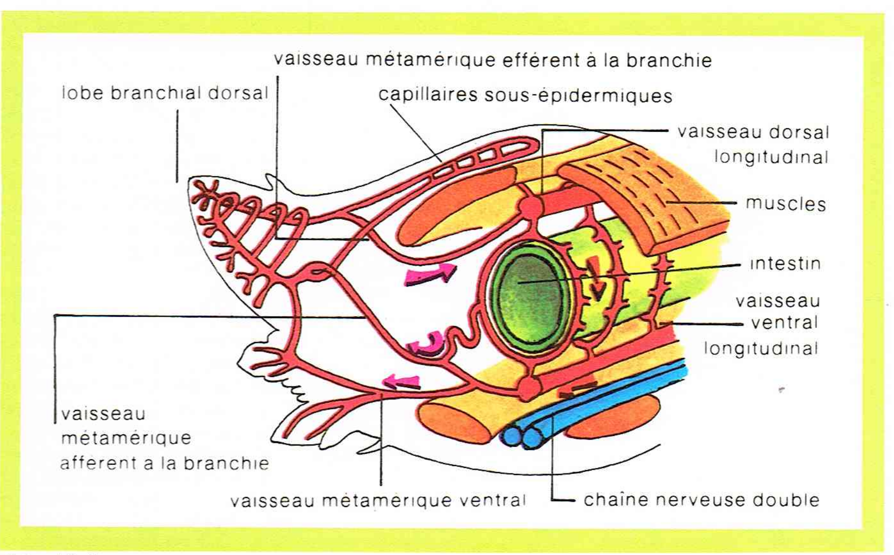
dans la phagocytose de certains composés, avoir une importance prépondérante dans la synthèse des produits suivants : l'hémérythrine (chez les Sipunculiens), l'hémoglobine (chez les Annélides), les échinochromes (chez les oursins), les protéines (chez les Insectes) ; elles peuvent jouer un rôle important dans la synthèse de la cuticule (chez les Araignées et les Crustacés) ; elles interviennent aussi dans le colmatage des blessures.

Les systèmes circulatoires

Invertébrés acœlomates

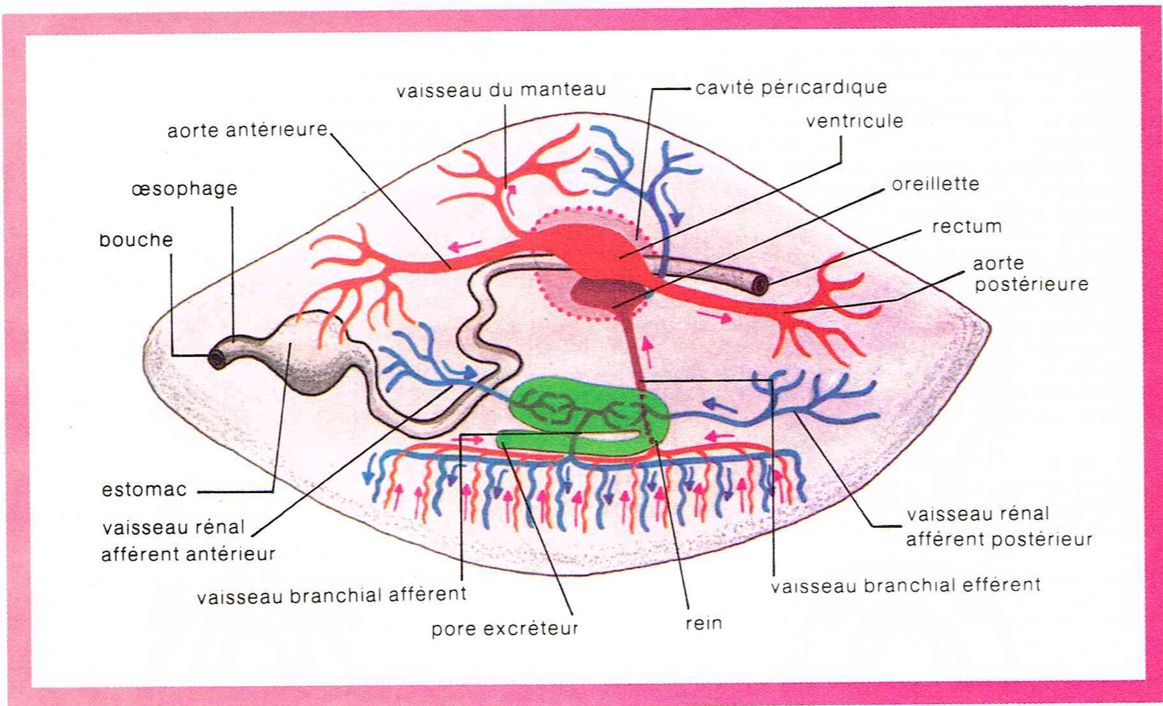
Chez certains Trématodes, l'espace intercellulaire s'organise en lacunes qui s'anastomosent pour former des canaux longitudinaux latéraux ; ceux-ci envoient des tubules aveugles vers les *cæcums* gastriques, l'appareil reproducteur et les ventouses. La circulation de la lymphe se fait grâce aux mouvements propres de l'animal.

◀▼ *Ci-contre, représentation schématique du* **système lymphatique** *chez un Trématode* **(Cotylophoron)** *; ci-dessous, la* **circulation** *chez les* **Annélides.**



Richard Colin

▶ **Système circulatoire** ***d'un Mollusque Lamellibranche (les flèches indiquent la direction du flux).***



Invertébrés cœlomates

Il existe chez ces animaux deux types de cavités, d'importances variables : une *cavité générale primaire,* qui est un reste de blastocœle, et un *cœlome*. Chez les Annélides, le cœlome prédomine et finit par envahir toute la cavité générale primaire, qui est réduite à un réseau de vaisseaux principaux joints entre eux par des capillaires (système circulatoire fermé). Chez les Arthropodes, la cavité générale primaire prédomine et correspond à tout l'espace périviscéral; celui-ci se transforme en sinus sanguin. Chez ces animaux, le cœlome est réduit aux gonades et aux néphridies.

Les cœlomes

Ils sont importants chez les Annélides, qui ont un système circulatoire fermé, et chez les Échinodermes, où il n'y a pas de vaisseaux. Les cavités cœlomiques forment des « squelettes hydrostatiques ». Toute contraction des parois du corps d'un ver le rend rigide, ce qui lui permet de creuser le sol, de dévaginer sa trompe. L'activité de ces animaux se traduit par une augmentation de leur pression interne; elle passe de 12 cm à 27 cm d'H_2O chez l'arénicole et de 2,8 à 108 cm chez *Golfingia* (Sipunculiens) quand ces animaux creusent leurs galeries.

Les systèmes vasculaires

— *Systèmes circulatoires fermés.*

Ce type de système se trouve chez les Némertes et les Annélides. En général, les vaisseaux longitudinaux bordent le tube digestif, ventralement et dorsalement chez les Annélides, dorsalement et latéralement chez les Némertes; il en part des vaisseaux transversaux (qui ont une disposition métamérique chez les Annélides). Tous ces vaisseaux se capillarisent quand ils atteignent les tissus.

Chez les Némertes, la circulation est sous la dépendance des contractions péristaltiques des gros vaisseaux; elle ne se fait dans aucun sens précis. Chez les Annélides, les contractions péristaltiques du vaisseau dorsal poussent le sang de l'arrière vers l'avant; il revient de l'avant par le vaisseau ventral, non contractile; les vaisseaux transversaux peuvent être contractiles.

— *Systèmes circulatoires ouverts.*

● *Cœurs formés de plusieurs chambres.* Il en existe chez les Mollusques. Le cœur, placé à l'intérieur d'une cavité cœlomique, la *cavité péricardique,* est formé d'un ventricule aux parois épaisses et d'une ou plusieurs oreillettes aux parois fines qui réceptionnent l'hémolymphe. Celle-ci quitte le ventricule par un ou deux vaisseaux, qui se dirigent vers les sinus entourant les organes. Elle passe ensuite de ces sinus aux canaux afférents qui aboutissent aux branchies. Une fois oxygénée, elle ressort des branchies par un vaisseau efférent qui la ramène à l'oreillette.

● *Cœurs tubulaires.* Ils caractérisent les systèmes circulatoires de tous les Arthropodes. Le cœur, allongé, est placé dans une cavité dorsale, qui ne correspond pas à un cœlome mais à une partie de la cavité hémocœlienne. Il pompe le liquide de cette cavité grâce aux perforations, les *ostioles,* pratiquées dans ses parois. L'hémolymphe est ensuite chassée vers l'avant et l'arrière par les contractions péristaltiques du cœur.

Le système circulatoire peut être réduit à un vaisseau dorsal différencié en cœur (chez les Insectes) ou, au contraire, être bien développé avec des vaisseaux longitudinaux dorsaux et ventraux ainsi que des vaisseaux transversaux, en disposition plus ou moins métamérique, allant aux appendices et aux organes (chez les Crustacés).

La régulation de la circulation

La circulation est régulée par l'activité du cœur. Celle-ci se traduit par l'existence d'une pression dans le système vasculaire. Elle est beaucoup plus forte quand le système est fermé (dans l'artère céphalique des Céphalopodes, p = 48 à 60 mm Hg) que lorsqu'il est ouvert (p = 12 à 17 cm d'H_2O chez la langouste au moment de la systole).

La fréquence des battements du cœur augmente quand l'animal est actif : chez le sphinx, les battements passent de 40 à 140/mn, chez la pieuvre, ils passent de 40 à 80/mn. Cette fréquence est plus grande chez les animaux de petite taille; elle atteint 250 à 450/mn chez la daphnie, 180 à 200/mn chez *Asellus* (Isopode), 30 à 60/mn chez l'écrevisse. Elle augmente avec la température.

Il existe deux types de cœurs chez les Invertébrés.

— Les uns présentent des battements dus à l'activité propre des fibres musculaires *(cœurs myogéniques).* On les rencontre chez les Mollusques. Leurs battements sont inhibés par l'acétylcholine. Leur électrocardiogramme présente des ondes longues (1/10 s), qui peuvent se décomposer en une onde rapide (début de la contraction) et une onde lente (durée de la contraction).

— Les autres présentent des battements commandés par un ganglion ou des filaments nerveux. On les rencontre, entre autres, chez les Crustacés. L'extirpation du ganglion nerveux arrête les contractions; l'acétylcholine accélère les battements. Leur électrocardiogramme présente des ondes rapides (1/10 ms) et des ondes plus lentes.

La régulation des battements s'effectue par des nerfs qui les inhibent ou les accélèrent. Il semble que les organes péricardiques jouent un rôle important chez les Arthropodes : des extraits de ces organes font augmenter l'amplitude des battements, mais accroissent ou diminuent leurs fréquences.

LA RESPIRATION CHEZ LES INVERTÉBRÉS

La quantité d'oxygène qui pénètre dans un organisme ne dépend pas seulement de l'activité de celui-ci, mais aussi de la concentration en oxygène du milieu ambiant, de sa vitesse de diffusion à travers les parois de l'animal et de son affinité avec les pigments respiratoires qui le transportent d'un tissu à l'autre.

Les échanges gazeux

Échanges tégumentaires directs

De tels échanges existent chez les animaux aquatiques et terrestres. Les échanges se font par diffusion; il faut que le tégument soit humide et qu'il n'y ait pas plus de 1 mm de distance entre le milieu externe et le liquide extracellulaire qui contient les pigments respiratoires.

Ces échanges existent chez la plupart des animaux aquatiques et sont obligatoires (par défaut d'appareil respiratoire) chez les Éponges, les Plathelminthes, les Némathelminthes et les Mollusques Nudibranches.

Échanges par les branchies

Ces échanges ont lieu chez les animaux aquatiques. Les branchies ont des structures très diverses : simples évaginations du tégument chez les étoiles de mer, filaments plus ou moins pectinés, languettes parapodiales et panaches branchiaux chez les Annélides, cténidies chez les Mollusques, branchies plus ou moins globuleuses chez les Crustacés.

L'eau ambiante est constamment renouvelée grâce aux mouvements de convection créés par des cils ou des appendices; dans certains cas (Crustacés), il existe une véritable circulation d'eau.

Échanges par les poumons

Ces poumons sont aquatiques chez les holothuries; ils correspondent à deux organes arborescents qui sont en communication avec l'extérieur par le rectum. Ils sont aériens chez les Pulmonés, les Crustacés Anomoures, où ils correspondent à des cavités branchiales modifiées, et chez les Scorpions et les Araignées, où ils correspondent à des évaginations tégumentaires feuilletées situées au fond de poches formées par des invaginations des parois de l'animal.

Échanges par les trachées

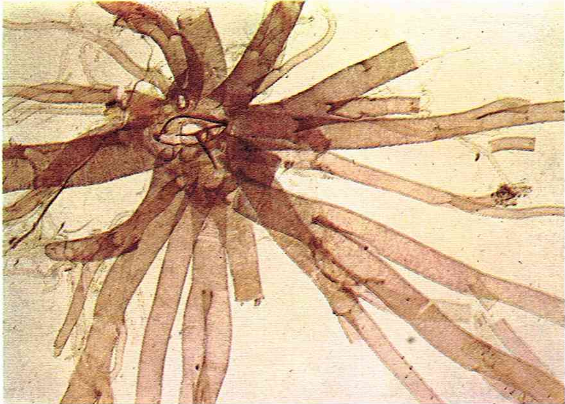
On trouve des trachées chez les Onychophores, les Opilions, les Acariens, les Diplopodes et, surtout, chez les Insectes. Elles permettent d'amener l'air directement aux cellules sans qu'il y ait intervention de l'hémolymphe.

Le transport des gaz

Transport de l'oxygène

La quantité d'oxygène transportée est liée directement à celle susceptible d'être fixée par les pigments respiratoires : hémoglobines, chlorocruorines, hémérythrines et hémocyanines.

Le taux d'oxygène absorbé par l'hémolymphe d'un animal dépend de la quantité de pigment présent et de la capacité plus ou moins grande que celui-ci a de fixer ce gaz; cette capacité varie en fonction du pigment et de la pression partielle d'oxygène. Il est ainsi possible de caractériser le pigment respiratoire d'un animal par la courbe d'équilibre, qui donne la quantité d'oxygène fixée en fonction de sa pression partielle.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

Toute augmentation des sels (calcium entre autres) et du gaz carbonique dans l'hémolymphe, toute acidification de celle-ci et toute augmentation de température décalent vers la droite la courbe précédemment définie; cela indique que ces facteurs font diminuer l'affinité du pigment vis-à-vis de l'oxygène. Alors que les pigments des Vertébrés y sont très sensibles, ceux des Invertébrés présentent un large spectre de réactivité. Ainsi, le pH n'a aucun effet sur les taux de dissociation de l'oxyhémérythrine des Sipunculiens ou sur ceux de l'oxyhémoglobine de l'arénicole. Tous ces pigments sont plus ou moins sensibles à l'oxyde de carbone.

Transport du gaz carbonique

Le CO_2 en circulation dépend du pouvoir « tampon » du sang, de la pression partielle en CO_2 des tissus, et du milieu externe. Une partie du CO_2 est transportée sous forme de bicarbonate, une autre partie étant combinée aux groupes aminés des protéines. Alors que l'anhydrase carbonique joue un rôle important dans le transport du CO_2 chez les Vertébrés, son activité est discutable chez les Invertébrés.

Capacité d'absorption en oxygène de différents liquides intérieurs chez les Invertébrés

Pigment	Couleur	Site	Animaux	Oxygène absorbé en Vol/cent
Hémoglobine	Rouge	Corpuscules	Mammifères Oiseaux Reptiles Amphibiens Poissons	15-30 20-25 7-12 3-10 4-20
		Liquides intérieurs	Annélides Mollusques	1-10 1- 6
Hémocyanine	Bleu	Liquides intérieurs	Mollusques : – Gastéropodes – Céphalopodes Crustacés	 1- 3 3- 5 1- 4
Chlorocruocrine	Vert	Liquides intérieurs	Annélides	9
Hémérythrine	Rouge	Corpuscules	Annélides	2

▲ *Tableau récapitulatif du transport de l'oxygène chez les animaux.*

La régulation de la consommation d'oxygène

La consommation d'oxygène varie d'un animal à l'autre, mais aussi chez un même individu en fonction des facteurs suivants : l'*état d'activité* (un papillon au repos consomme de 0,4 à 0,7 ml d'O_2/g/h, alors qu'en activité il consomme de 40 à 100 ml/g/h), la *taille* (les grands individus consomment globalement plus d'oxygène, mais relativement moins si l'on rapporte la consommation au poids), l'*état de développement* (les animaux âgés ont en général une consommation moins forte), l'*activité hormonale* (l'excision de la glande du sinus augmente la consommation d'oxygène chez les Crustacés).

Des facteurs externes peuvent intervenir : la *température,* la *salinité* (la moule consomme plus d'oxygène quand elle est en milieu saumâtre), la *photopériode* (le crabe *Pachygrapsus* consomme 55 % de plus d'O_2 quand il passe de 16 h d'éclairement à 8 h).

Certains Invertébrés (vers de terre, huîtres, moules, écrevisses, chironomes...) sont capables de diminuer leur consommation quand ils sont dans un milieu appauvri en O_2. En général, toute diminution de la teneur en O_2 du milieu ambiant se traduit par une augmentation de l'irrigation ou de la ventilation des zones d'échange (poumons, branchies, trachées). Une augmentation de la concentration en CO_2 a le même effet.

◀ *Trachée s'ouvrant par un stigmate chez une larve de* **Bombyx mori** *(ver à soie).*

▶ *Page ci-contre à gauche, représentation schématique des tubes de Malpighi chez les Insectes : le sodium, Na^+, et l'eau sont réabsorbés ; le potassium, K^+, est excrété ; les flèches indiquent les mouvements de l'eau.*

L'EXCRÉTION ET LA RÉGULATION OSMOTIQUE DES INVERTÉBRÉS

L'excrétion

Organes excréteurs

Chez les Invertébrés aquatiques, une partie de l'élimination des déchets ainsi que le transfert des sels et de l'eau entre les milieux interne et externe peuvent s'effectuer directement à travers les parois. Cependant, la plus grande partie de ces transferts, presque la totalité chez les Invertébrés terrestres, se fait par des organes excréteurs. On distingue :

— des *vacuoles pulsatiles* chez les Protozoaires et les Éponges ;

— des *protonéphridies* (cellules à flamme vibratile, ou néphridies à solénocytes) chez les Plathelminthes, les Rotifères, les Kamptozoaires et certaines Annélides ;

— des *métanéphridies* chez les Sipunculiens, les Échiurides, les Brachiopodes et les Annélides ;

— des *reins* (cavités cœlomiques réduites) chez les Mollusques et les Crustacés ;

— des *tubes de Malpighi* chez la plupart des Insectes, les Myriapodes et les Arachnides ;

— des *« rénettes »* et des canaux excréteurs chez les Nématodes.

Il existe en plus, surtout chez les Invertébrés terrestres, des cellules qui fixent les déchets (l'acide urique principalement), servant ainsi de rein d'accumulation.

Les Invertébrés à métanéphridies et ceux qui ont des reins forment leur urine de façon similaire : les produits pénètrent dans la lumière de la glande excrétrice par filtration (sous l'action de la pression hydrostatique interne de l'animal) ou par excrétion ; alors que les déchets plus ou moins en solution dans l'eau sont entraînés vers l'extérieur, une partie de l'eau et les composés intéressants (sels, sucres...) sont réabsorbés.

Chez les Insectes, la formation de l'urine est un peu différente : la filtration n'est pas sous la dépendance de la pression hydrostatique interne, et la réabsorption des composés intéressants a lieu dans l'intestin postérieur.

Produits d'excrétion

Il existe trois principaux produits d'excrétion azotée :

— l'*ammoniac* (NH_3), qui semble provenir de la désamination de la glutamine ;

— l'*urée*, qui provient de la transformation de l'arginine en ornithine, sous l'action d'une enzyme, l'arginase ;

— l'*acide urique*, qui a deux origines : il peut provenir des bases puriques (adénine et guanine) par l'intermédiaire de la xanthine, ou provenir d'éléments très divers : CO_2, formates, glycine pour les carbones, glycine, aspartate, glutamine pour les azotes.

Ces trois composés ne sont pas également représentés dans les produits d'excrétion des différents Invertébrés. Le remplacement de NH_3 par l'urée puis par l'acide urique indique une vie de plus en plus terrestre.

— *Animaux excrétant de l'ammoniac.* Les Invertébrés sont nettement plus tolérants que les Vertébrés vis-à-vis de NH_3 : on en observe de 0,4 à 2,4 mg/100 ml d'hémolymphe chez l'araignée de mer (pour 0,001 mg/100 ml de sang chez les Mammifères). De ce fait, NH_3 peut être la principale forme d'excrétion azotée chez les Invertébrés aquatiques (il est très soluble dans l'eau et diffuse rapidement à travers les tissus) : 90 % de l'azote est excrété sous cette forme chez les larves aquatiques de l'Insecte *Sialis*, 87 % chez le Crustacé Amphipode *Gammarus* et 53 % chez les Cnidaires.

— *Animaux excrétant de l'urée.* Alors que l'urée est le principal produit d'excrétion azoté des Vertébrés, elle n'est produite que très secondairement chez les Invertébrés ; elle représente 12 % de l'azote excrété chez les étoiles de mer et 11 % chez l'écrevisse.

— *Animaux excrétant de l'acide urique.* L'acide urique est le principal déchet azoté des Invertébrés terrestres (notamment des Insectes) : il représente 90 % de l'azote excrété chez *Rhodnius* (Insecte Hémiptère) et 47 % chez les moustiques. Il est aussi stocké dans les reins d'accumulation.

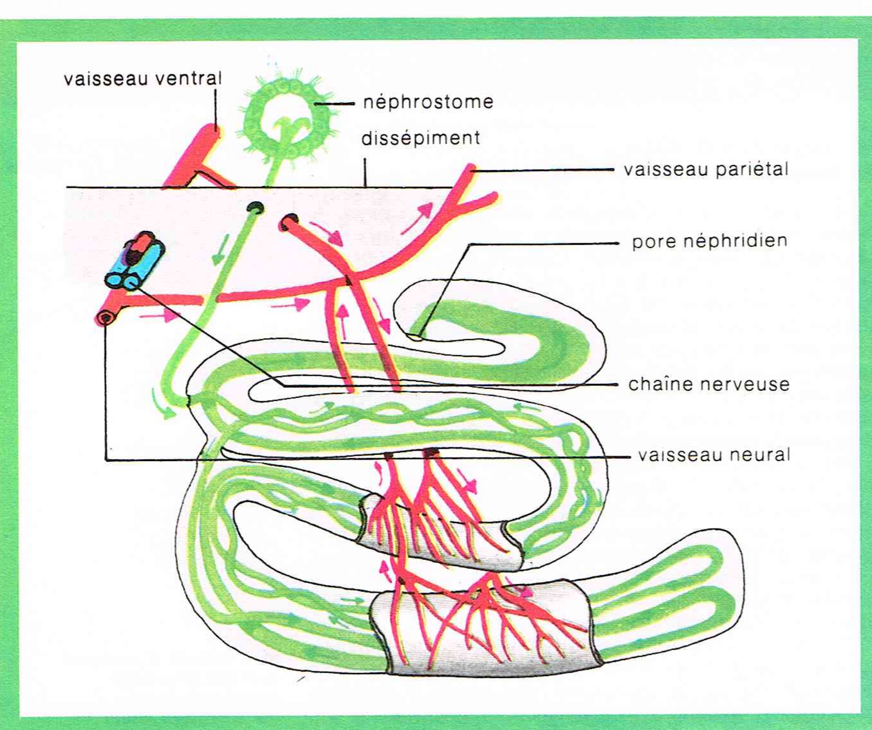
— *Animaux excrétant d'autres produits.* A côté de ces principaux produits, certains Invertébrés excrètent d'autres composés azotés : la *guanine* chez les Arachnides ; les *acides aminés* chez les Nématodes marins ($\simeq$ 35 % de N excrété), chez les Échinodermes (10 % de N excrété) et chez certains Crustacés (10 % chez les gammares).

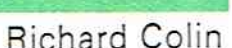
Il est possible d'observer d'assez grandes variations des taux d'excrétion de ces produits en fonction de l'état physiologique de l'animal, de son état de jeûne, de son âge, de son régime alimentaire et selon qu'il est terrestre ou aquatique.

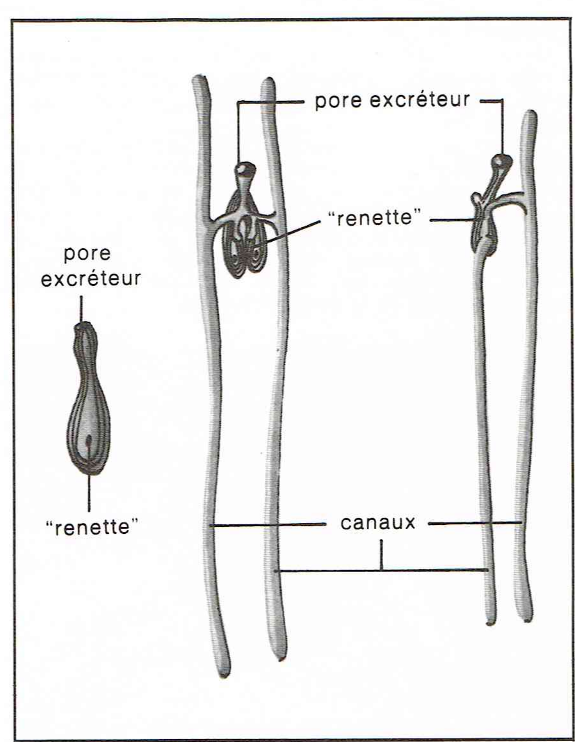
La régulation de l'équilibre osmotique et ionique

L'hémolymphe ou le sang des Invertébrés sont des solutions salines ; leur composition ionique varie largement d'une espèce à l'autre et très peu au sein de la même espèce. Les variations observées portent sur la nature des ions présents et sur leur concentration (qui

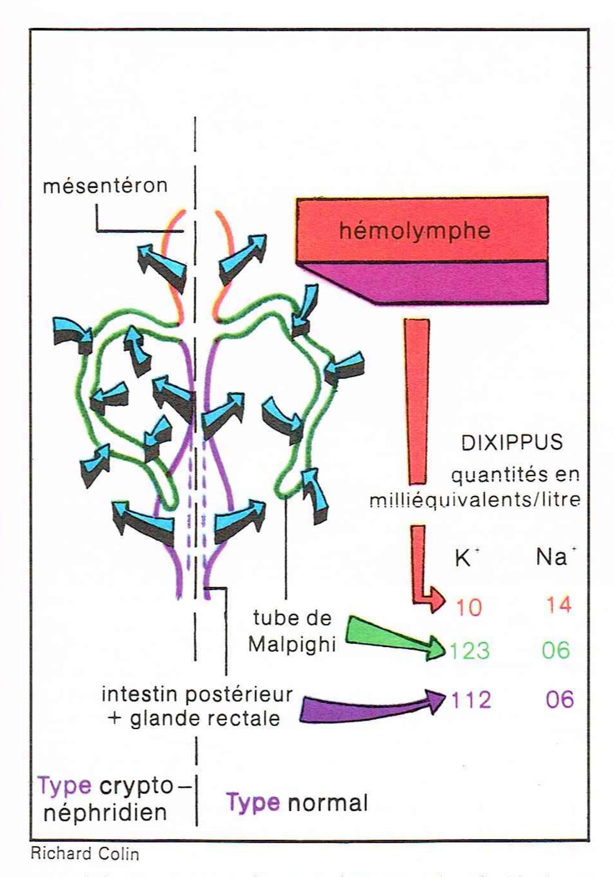
▼ *A gauche, représentation schématique de la métanéphridie d'un ver de terre. A droite, différents types d'organes excréteurs chez les Nématodes.*




Richard Colin



Richard Colin



Richard Colin

se traduit par une certaine pression osmotique). Plusieurs cas sont envisageables, selon le milieu.

Milieu ambiant iso-osmotique

La pression osmotique du milieu interne est égale à la pression osmotique du milieu externe. Beaucoup d'Invertébrés marins sont dans ce cas. Il n'y a pas de mouvements préférentiels pour l'eau. Par contre, la nature des ions présents dans l'hémolymphe n'est pas la même que celle de l'eau de mer : le liquide intérieur est en général plus riche en Na^+, K^+, Ca^{++} et plus pauvre en Mg^{++} et SO_4^{--}, mais la concentration en Cl^- est égale dans les deux compartiments. Au cours de l'excrétion, on assiste à une résorption des ions Na^+, K^+, Ca^{++} de l'urine et à une sécrétion active de Mg^{++} et de SO_4^{--}; Cl^- est simplement filtré.

Milieu ambiant hypo-osmotique

Tous les animaux d'eau douce et de nombreux animaux marins *euryhalins* qui peuvent s'adapter à des eaux saumâtres vivent dans un milieu hypo-osmotique.

Les nombreux Invertébrés marins que l'on trouve en bordure des côtes et dans les estuaires peuvent vivre dans des milieux à salinité variable. Certains, dits *osmoconformes,* ne régulent pas l'entrée de l'eau, et leur corps se gonfle quand ils sont mis dans de l'eau moins salée : c'est le cas de *Noctiluca, Sipunculus, Aplysia* et *Mytilus.* D'autres, dits *osmorégulateurs,* luttent contre les apports possibles d'eau en sécrétant activement des sels; tel est le cas de *Nereis* et *Procerodes.*

Les Invertébrés d'eau douce ont en général un tégument moins perméable aux sels; ils excrètent des urines hypotoniques (les sels entraînés avec les urines sont réabsorbés par les organes excréteurs avant l'émission de ces dernières à l'extérieur) et possèdent des cellules spéciales qui récupèrent les ions du milieu ambiant : ainsi, le crabe *Eriocheir* récupère par ses branchies le sodium du milieu ambiant.

Milieu ambiant hyper-osmotique

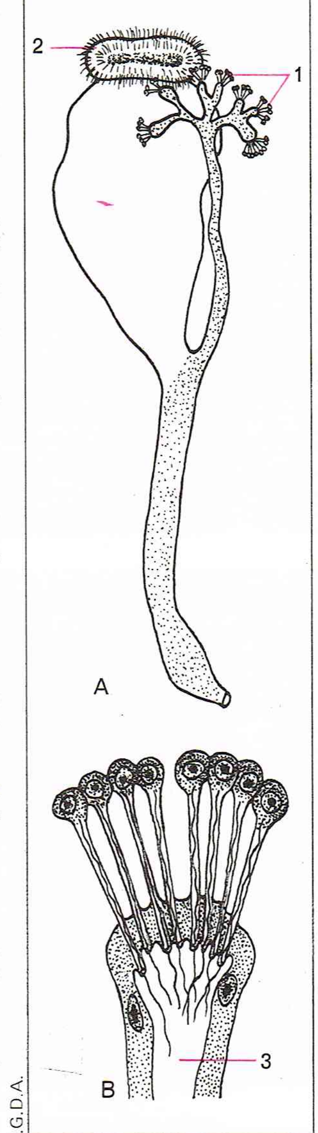
Dans ce cas, l'animal a tendance à perdre de l'eau. *Artemia salina,* petit Crustacé Branchiopode qui vit aussi bien dans les marais salants que dans l'eau de mer, lutte contre la sursalure en avalant constamment de l'eau (chargée de NaCl) et en excrétant activement les ions Na^+ par les lobes foliacés des dix premiers appendices.

Milieu terrestre

Ici, les Invertébrés luttent contre l'évaporation de l'eau en rendant leurs téguments imperméables (par exemple, chez les Insectes, grâce à la couche de cire de la cuticule). Sels et eaux sont avalés avec la nourriture; de plus, certains animaux vivant dans des milieux très secs sont capables d'absorber une partie de l'humidité atmosphérique (*Tenebrio* quand l'air a une humidité relative supérieure à 50 %, *Armadillidium* [Isopode terrestre] quand ce taux est supérieur à 98 %). Sels et eaux sont en partie réabsorbés avant que les urines soient émises à l'extérieur.

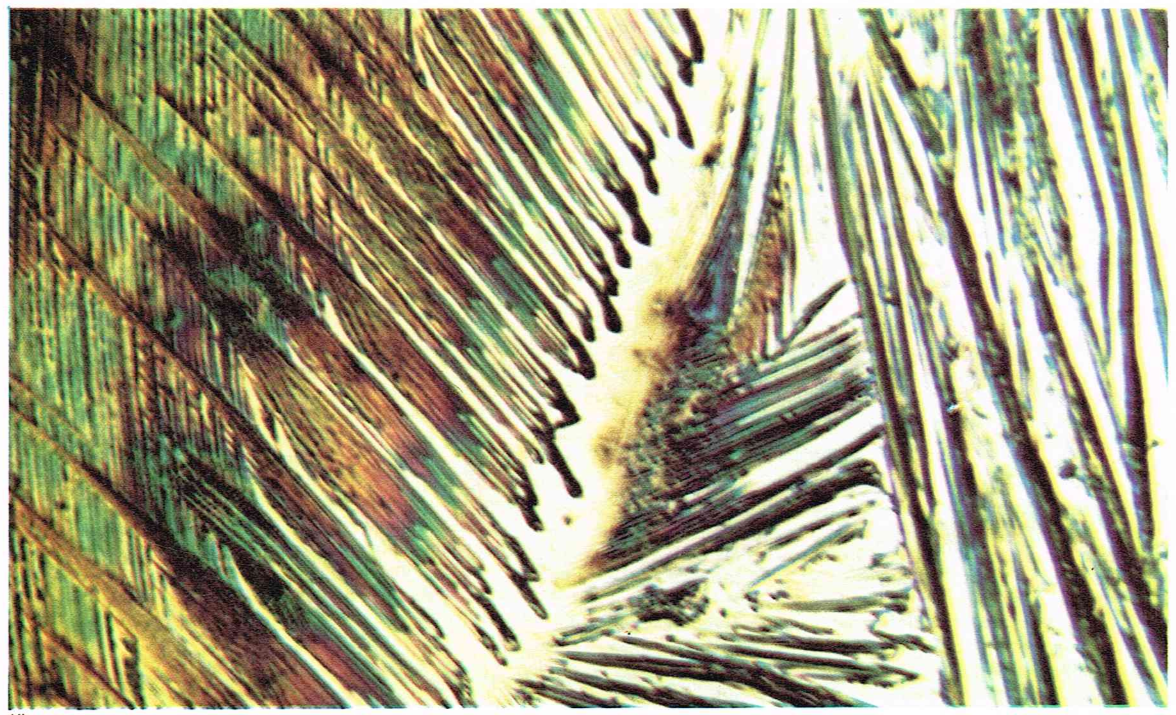
Contrôle hormonal de la diurèse

La diurèse des Insectes est activée par des neurohormones produites soit par les ganglions cérébroïdes (chez *Dysdercus, Shistocerca, Locusta*), soit par les ganglions mésothoraciques *(Rhodnius).* Chez les Crustacés, le contrôle est effectué par une seule hormone, provenant de la glande du sinus *(Carcinus maenas),* ou par deux hormones antagonistes (chez *Geocarcinus*); l'une, produite par l'organe Y, serait antidiurétique; l'autre, produite par la glande du sinus ou la chaîne nerveuse thoracique, serait diurétique.



I.G.D.A.

▲ ***Protonéphridie (A) à « solénocytes » (1) d'un Annélide Phyllodocien (2, pavillon cilié s'ouvrant dans le cœlome); chaque solénocyte (B) est une cellule flagellée dont l'extrémité est évidée en canal; les canaux de tous les solénocytes se jettent dans un canal néphridien commun (3).***



Kitrosser

◀ ***L'urée, principal produit d'excrétion azoté des Vertébrés, n'est produite que très secondairement chez les Invertébrés; ici, cristaux d'urée vus en lumière polarisée.***

▶ *Page ci-contre, en haut,* **le pronéphros** *est constitué de néphrons ouverts à glomérule intracœlomique;* *à gauche,* **pronéphros d'Ammocète;** *deux de ces glomérules et quelques sections de tubules urinaires au sein d'un tissu lacunaire;* *à droite,* **pronéphros de jeune têtard d'Amphibien** *Anoure : sur le bord interne du rein, un néphrostome cilié ouvert sur la cavité cœlomique et prolongé par le canal néphrostomial cilié.*

L'APPAREIL URINAIRE ET L'EXCRÉTION CHEZ LES VERTÉBRÉS

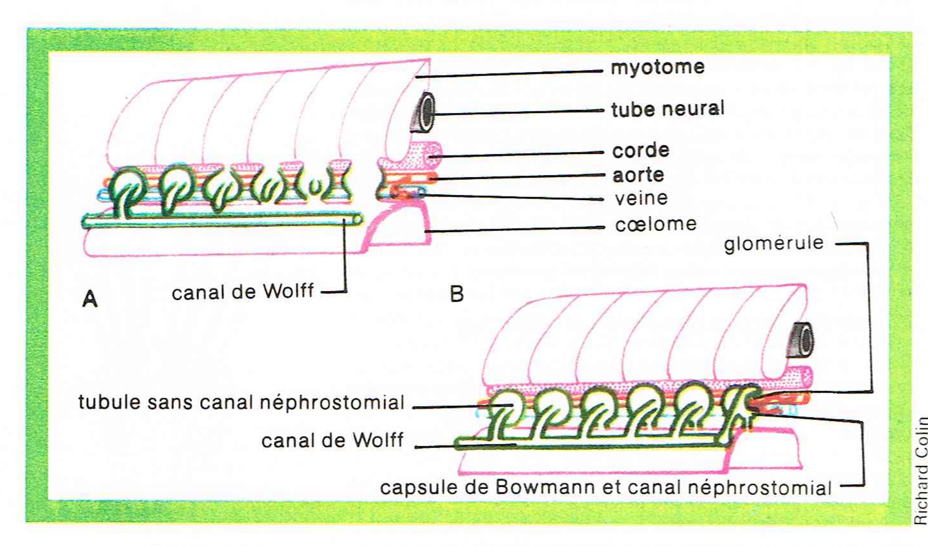
Chez les Vertébrés, l'appareil urinaire et l'appareil génital présentent très généralement des rapports étroits du fait de leur développement à partir d'ébauches mésodermiques voisines et de l'utilisation de voies d'évacuation communes chez le mâle. Cependant, du point de vue embryologique et du point de vue fonctionnel, nous avons séparé les deux systèmes.

L'appareil urinaire joue un rôle fondamental dans le maintien de l'homéostasie en excrétant une partie de l'eau et des sels introduits dans l'organisme. Si, chez les Mammifères, ce rôle est presque exclusivement joué par les reins, chez les Vertébrés aquatiques notamment, d'autres structures (branchies, tégument) doivent y participer.

L'appareil urinaire est constitué par deux reins, sécrétant un liquide aqueux, l'*urine*, que deux canaux excréteurs, les *uretères*, déversent dans le cloaque.

La néphrogenèse et le développement de l'appareil urinaire

Le rein, agglomérat de tubules urinaires, ou *néphrons*, mêlés de tissu conjonctif, se développe sur toute la longueur du tronc à partir d'une ébauche mésoblastique, métamérisée, la pièce intermédiaire, interposée entre les somites et les lames latérales.



▲ *Développement des corpuscules et des tubules rénaux au niveau du* **mésonéphros** *: stade B plus âgé que A; les néphrons définitifs fermés seront à glomérules intranéphroniques (d'après Eaton).*

La néphrogenèse commence au niveau des pièces intermédiaires antérieures et se poursuit vers l'arrière. La pièce intermédiaire se dilate en une vésicule, le *néphrotome* (creusé d'un néphrocœle); celui-ci est relié par un canal péritonéal au cœlome des lames latérales, dans lequel il s'ouvre par un *néphrostome* cilié. Chaque néphrotome se sépare du somite correspondant et bourgeonne, en direction périphérique, un tubule urinifère. Ces tubules, borgnes, successifs, se jettent les uns dans les autres et édifient un canal collecteur commun, pair, l'*uretère primaire*, ou *canal de Wolff*, qui débouche dans le cloaque. Une artériole segmentaire se pulvérise en un réseau de capillaires et soulève l'épithélium cœlomique en face de chaque néphrostome. L'ultrafiltrat, qui traverse la paroi des capillaires, passe dans le cœlome avant d'être repris par le néphrostome.

Cette différenciation tubulaire pourrait se poursuivre vers l'arrière au niveau de chaque segment. En fait, un tel rein ne se réalise chez aucun Vertébré actuel. La néphrogenèse ne se réalise pas de manière continue de l'avant vers l'arrière : elle se réalise par étapes successives dans le temps et l'espace.

Le pronéphros

Dans la première étape, les néphrons antérieurs se différencient comme nous venons de l'indiquer et constituent le pronéphros, rein primaire éphémère, dont le canal collecteur est le canal de Wolff. Dans toutes les classes, le pronéphros est l'ébauche excrétrice la plus précoce et la plus crâniale, à la hauteur du péricarde. Il n'est fonctionnel que chez les embryons et les larves des Cyclostomes, Ostéichthyens et Amphibiens, non fonctionnel chez les embryons des Chondrichthyens et des Amniotes. Son rôle essentiel semble être d'édifier l'uretère primaire.

Le mésonéphros

Après une certaine pause, la néphrogenèse reprend plus en arrière. Sous l'action inductrice du canal de Wolff, qui longe les néphrotomes indifférenciés situés en arrière du pronéphros, ceux-ci évoluent en néphrons qui s'abouchent dans ce canal. Au cours du développement de ces néphrons, une artériole vient au contact de la vésicule néphrotomienne et se pulvérise en un réseau admirable, le *flocculus*, ou *glomérule de Malpighi*. Celui-ci déprime la surface de la vésicule et la transforme en une capsule à double paroi, la *capsule de Bowmann*, enfermant le glomérule. L'ensemble forme le *corpuscule rénal de Malpighi*.

Chez les Anamniotes, les néphrotomes sont bien individualisés sur toute la longueur du tronc. Ils se différencient en néphrons primaires, lesquels bourgeonneront ensuite un petit nombre de bourgeons secondaires.

Chez les Amniotes, le mésoblaste des pièces intermédiaires constitue un *blastème* au sein duquel se différencient des néphrons primaires non segmentaires (2 ou 3 par segment). Chacun des néphrons les plus postérieurs s'associe à 2 à 5 néphrons secondaires, qui se différencient à leur tour. Cette évolution n'intéresse pas les derniers segments troncaux.

Un deuxième rein, dont le canal collecteur est le canal de Wolff, s'est ainsi formé. Au cours de son développement, la métamérie primitive tend à s'effacer de l'avant vers l'arrière et certains néphrotomes se dissocient en mésenchyme. Des régions dianéphrétiques sans néphrons se constituent entre le pronéphros et le mésonéphros et en arrière du mésonéphros.

La néphrogenèse est achevée chez les Anamniotes, pour lesquels le mésonéphros constitue le rein fonctionnel définitif. Chez les Amniotes, elle reprendra au niveau des derniers segments troncaux et permettra l'édification d'un métanéphros.

Le mésonéphros des Anamniotes s'étend sur une zone qui englobe le territoire du métanéphros des Amniotes. On l'appelle souvent l'*opisthonéphros*, réservant le terme de mésonéphros au rein transitoire des Amniotes.

Le métanéphros

Le métanéphros ne se différencie donc que chez les Amniotes, où il constitue le rein fonctionnel de l'adulte. Il se forme aux dépens d'un blastème développé au niveau d'un petit nombre de segments troncaux postérieurs (un ou deux chez l'homme). Ce blastème n'édifie que la partie sécrétrice des néphrons. Le système collecteur provient d'un bourgeon né à l'extrémité postérieure de chaque canal de Wolff, au voisinage de leurs débouchés dans le cloaque. Ce bourgeon s'allonge en direction du blastème et forme un uretère secondaire qui pénètre dans le blastème et, par dichotomisations successives, forme les canaux collecteurs. Au contact de l'extrémité borgne de chaque canal collecteur, le blastème s'organise en une cape. Celle-ci différencie un tubule rénal plié en S, dont une des extrémités forme la capsule de Bowmann au contact d'un glomérule, tandis que l'autre extrémité s'ouvre dans le tube collecteur.

La structure générale du néphron; les principaux types de néphrons

Le néphron constitue l'unité fonctionnelle élémentaire du rein des Vertébrés.

Structure générale du néphron

Un néphron comprend un glomérule et un tubule.

— Le *glomérule* est formé par une touffe de capillaires artériels développés sur le trajet d'une artériole rénale (« réseau admirable »). Il laisse filtrer un liquide aqueux dont la composition est proche de celle du plasma. Seuls sont arrêtés les globules et la grande majorité des protéines plasmatiques. Les principaux ions, le glucose, les acides aminés et l'urée passent librement et se retrouvent dans la lumière du néphron, à des concentrations identiques à celle du plasma. Cette composition de l'ultrafiltrat glomérulaire a pu être déterminée sur des microponctions.

Les techniques de *« clearance »* permettent de mesurer le débit de cette filtration. La « clearance » exprime le travail d'épuration sanguine du rein vis-à-vis d'une substance, par le nombre de millilitres de plasma épuré de la substance, par minute : $\left[C = \frac{UV}{P}\right]$, où U représente la concentration de la substance dans l'urine, V le débit urinaire en ml/mn

G. Volle



G. Volle - préparation F. Hulot



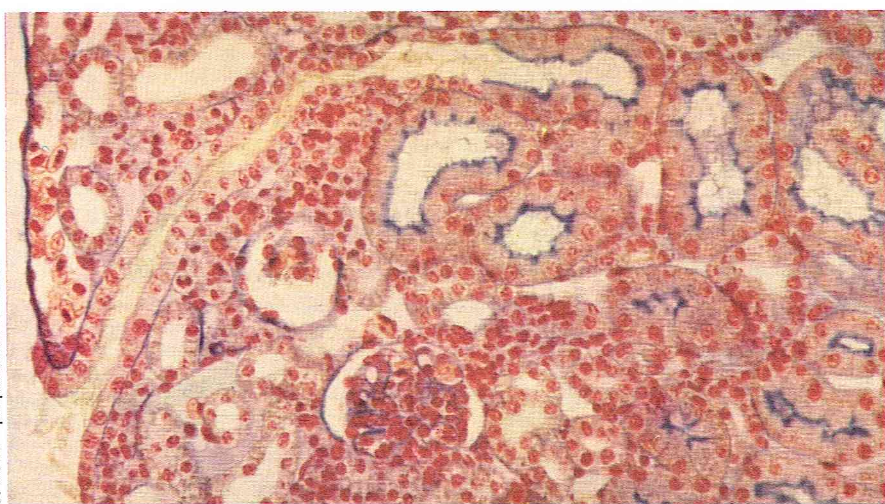
et P la concentration de la substance dans le plasma. Si une substance filtrée par le glomérule n'est ni réabsorbée ni sécrétée par le tubule, sa clearance constitue une mesure de la filtration glomérulaire ; l'inuline permet cette mesure. Chez l'homme, la filtration totale est en moyenne de 120 ml/mn. Le diamètre du glomérule est en rapport étroit avec l'importance de la filtration.

— Le *tubule* conduit l'ultrafiltrat en modifiant sa composition par une diffusion passive, une sécrétion active et une réabsorption sélective. Ces différentes actions dépendent étroitement de la structure du tubule.

Le tubule débute par un étroit collet, auquel fait suite le segment proximal (segment principal, segment à bordure en brosse), contourné, élément le plus constant du tubule des Vertébrés. Il est caractérisé par la présence de microvillosités au pôle apical de ses cellules. C'est à son niveau que s'effectue la réabsorption d'une grande partie de l'eau et des sels minéraux ainsi que de la totalité du glucose de l'ultrafiltrat.

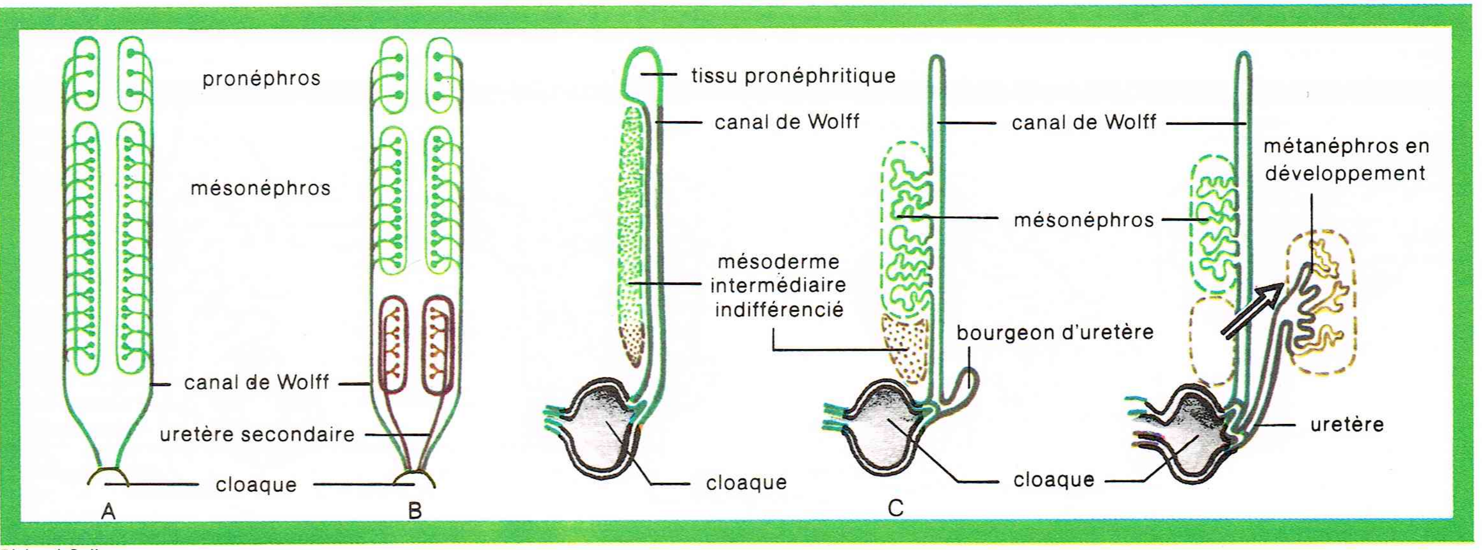
Le segment distal (segment moyen, segment à bâtonnets), contourné lui aussi, reste indifférencié chez les lamproies, les Ostéichthyens et la plupart des Chondrichthyens ; il se différencie chez les Tétrapodes. Le cytoplasme basal de ses cellules contient de nombreuses mitochondries orientées verticalement entre les replis internes de la membrane plasmique. Normalement imperméable à l'eau, il y devient perméable sous l'action d'une hormone posthypophysaire, l'hormone antidiurétique, ou adiurétine. Le segment distal se raccorde au canal collecteur directement ou par l'intermédiaire d'une pièce d'union née du tubule collecteur. Chez les Dipneustes et les Tétrapodes,

G. Volle - préparation F. Hulot

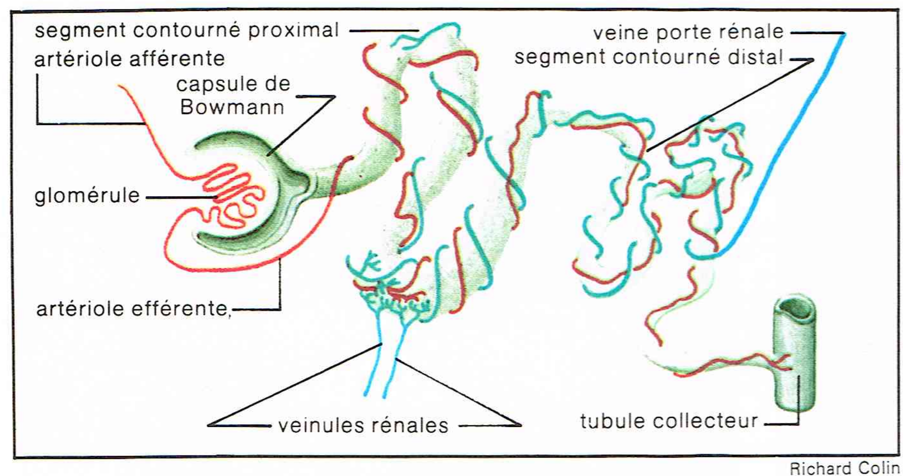


▲ *Ci-dessus,* **mésonéphros** *de têtard d'Amphibien Anoure* **(Alytes) ;** ***la coupe montre un néphron ouvert (néphrostome et canal néphrostomial ciliés communiquant avec le segment contourné proximal à bordure en brosse [bleu]) à glomérule intranéphronique ; en haut, section du segment contourné distal.***

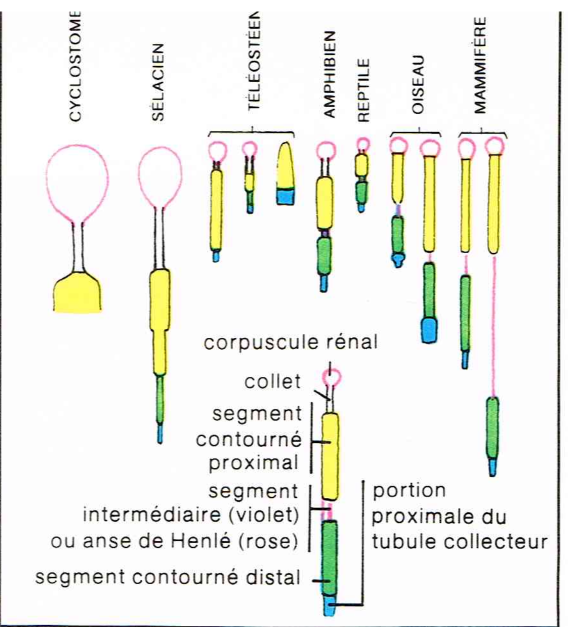
▼ ***Développement de l'appareil urinaire : A, chez les Anamniotes ; B, chez les Amniotes (d'après Beaumont) ; C, trois étapes du développement chez les Amniotes (d'après D. Webster et M. Webster).***



Richard Colin



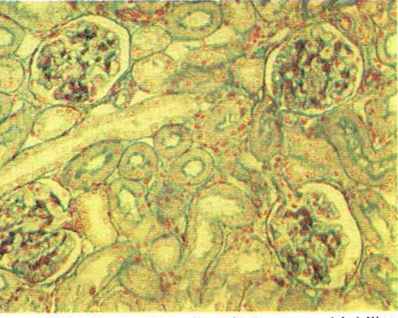
Richard Colin



Richard Colin

▲ *A gauche,* ***vascularisation d'un tubule de mésonéphros (opisthonéphros) d'un Anamniote (d'après D. Webster et M. Webster).*** *A droite,* ***diagramme des néphrons de quelques Vertébrés, ramenés à la même échelle et montrant l'importance relative de leurs différents composants (d'après Romer).***

▼ *En haut,* ***détail du cortex d'un rein de cobaye montrant des tubules urinaires et quatre corpuscules de Malpighi.*** *En bas,* **métanéphrogenèse** ***chez un fœtus de Mammifère (d'après Beaumont, tiré de Vouyovitich et Kampmeier).***



G. Volle - préparation S. Busson - Mabillot

un segment grêle intermédiaire, court et droit, s'intercale entre les deux segments proximal et distal. Chez les Oiseaux, il s'allonge et parfois, comme chez tous les Mammifères, il s'incurve en s'allongeant pour former l'*anse de Henlé*.

Principaux types de néphrons

On distingue des *néphrons ouverts*, qui communiquent avec le cœlome par un canal néphrostomial cilié, et des *néphrons fermés*, pour lesquels le canal néphrostomial n'apparaît pas ou, s'il apparaît, régresse ou disparaît.

Les néphrons ouverts peuvent être à glomérule intracœlomique (néphrons du pronéphros) ou à glomérule intranéphronique (le tubule incorpore le glomérule au niveau de la capsule de Bowmann). Les néphrons fermés sont glomérulés (à glomérule intranéphronique) ou perdent secondairement le glomérule. Réduits alors au segment proximal, ils sont dits aglomérulés.

Vascularisation et architecture rénale

Le sang arrive au rein par des artères rénales issues de l'aorte. Nombreuses chez les Poissons, leur nombre diminue chez les Tétrapodes (on en dénombre 5 à 7 chez la grenouille, 3 chez les Oiseaux, 1 chez les Mammifères). Cette artère se ramifie et donne, au contact de la vésicule néphrotomienne, le glomérule, dont le sang est collecté par une artériole efférente. Celle-ci forme ensuite un réseau capillaire autour du tubule. Le sang gagne la ou les veines rénales efférentes qui se jettent dans la veine cardinale postérieure ou la veine cave postérieure. La veine porte rénale donne des réseaux de capillaires au niveau du tubule. Comme on l'a indiqué dans l'étude de l'appareil circulatoire, ce système manque aux Agnathes et Mammifères.

A partir des Tétrapodes, les néphrons occupent des sites précis du réseau vasculaire; l'architecture du rein devient très précise.

Le rein et son fonctionnement dans la série des Vertébrés

Tout Vertébré, quel que soit son habitat, est placé devant le problème de l'eau et des sels, que ceux-ci soient en excès ou en déficit. Dans les eaux douces, les premiers Vertébrés devaient lutter contre une hydratation excessive provoquée par l'absorption de nourriture (microphagie). C'est ce qui expliquerait le développement de l'appareil filtrant constitué par les corpuscules de Malpighi et le segment proximal, qui, en réabsorbant la majeure partie des sels, rétablit l'équilibre intérieur.

Le rein des Agnathes

Le rein des myxines est le plus schématique de tous; les néphrons, un par métamère, s'alignent le long de l'uretère; ils possèdent un glomérule de grande taille, un collet et un segment proximal.

Chez les lamproies, la métamérie s'efface; des néphrons secondaires glomérulés, fermés, naissent à partir des néphrons primaires, primitivement ouverts; le système porte fait défaut.

Le rein des Chondrichthyens

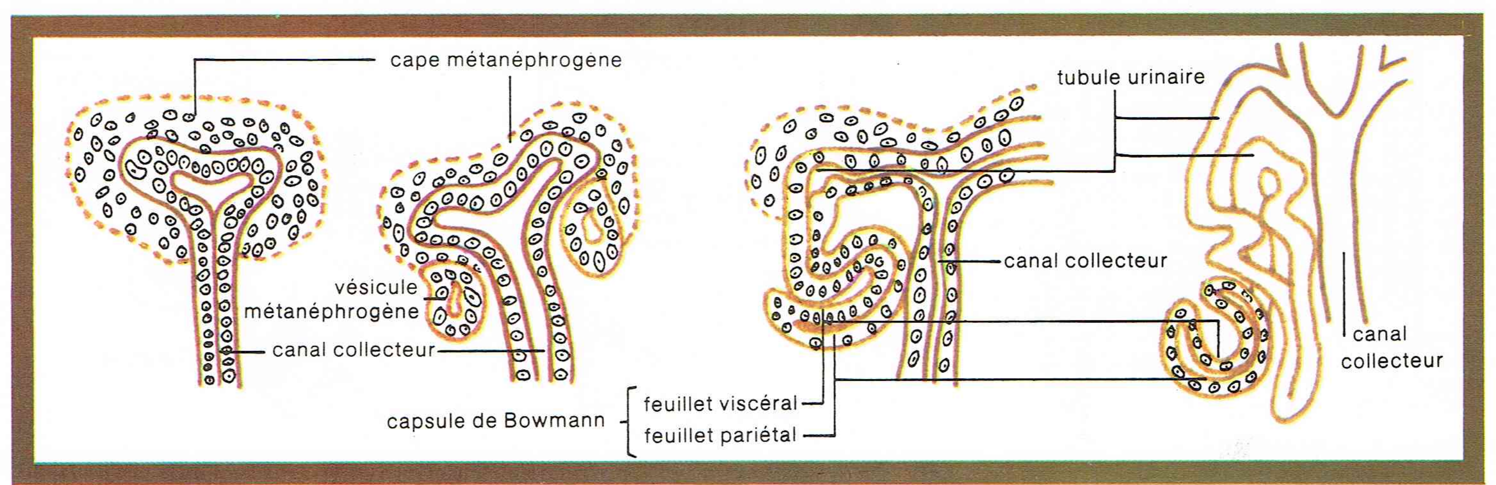
La région antérieure du mésonéphros est peu développée *(pars sexualis)*. Chez le mâle, elle perd son caractère urinaire en se connectant au testicule par les canalicules du *rete;* elle sert pour l'évacuation du sperme. Seule la région postérieure reste fonctionnelle *(pars renalis)*. Les canaux collecteurs s'allongent et s'ouvrent très près les uns des autres, dans la partie terminale du canal de Wolff. Le néphron présente un volumineux glomérule (300 à 600 μ) qui débouche dans un long collet contourné. Le segment distal est souvent discret.

Les Chondrichthyens éliminent le problème osmotique grâce à la rétention de l'urée dans leur milieu intérieur (5 à 25 g/l). L'uréogenèse serait très active et la perméabilité des branchies à l'urée réduite; cette substance serait même réabsorbée par le rein.

Le rein des Téléostéens

Les Poissons actuels des eaux douces se trouvent dans la situation décrite pour les Vertébrés primitifs. Le glomérule, bien développé, assure une filtration importante, le segment proximal réabsorbe les sels et le segment distal participe à la dilution de l'urine (400 ml/kg/jour).

A l'inverse, les formes marines « économisent » l'eau et rejettent activement les sels par les branchies. Le glomérule est souvent de petite taille ou même absent



Richard Colin

(chez les syngnathes, les baudroies). Le segment proximal, souvent réduit, se branche le plus souvent directement sur le canal collecteur.

Le rein des Amphibiens

Le rein des Urodèles correspond à celui décrit pour les Chondrichthyens ; plusieurs générations de néphrons se succèdent et le rein définitif conserve des néphrostomes ouverts de néphrons des anciennes générations. Très long chez les Apodes et les Urodèles, il devient massif chez les Anoures, où la totalité du mésonéphros reste fonctionnelle. Le sperme du mâle passe dans certains tubes collecteurs. Premiers conquérants du milieu aérien, les Amphibiens s'aventurent sur le milieu terrestre avec un néphron de Poisson d'eau douce (filtration glomérulaire importante). Des mécanismes, telles l'absorption d'eau par la peau et la réabsorption par la vessie, compensent partiellement cette mauvaise adaptation.

Le rein des Sauropsidés

Chez les Sauropsidés, l'adaptation à la vie terrestre est achevée. La filtration est ralentie par la réduction du glomérule (35 à 45 μ). Le glomérule permet l'excrétion des sels. L'urine est rejetée sous forme d'une pâte riche en cristaux d'acide urique, peu soluble. Une anse de Henlé apparaît au niveau des néphrons profonds ; le tissu rénal peut alors être décomposé en *cortex* et *médulla*.

Le rein des Mammifères

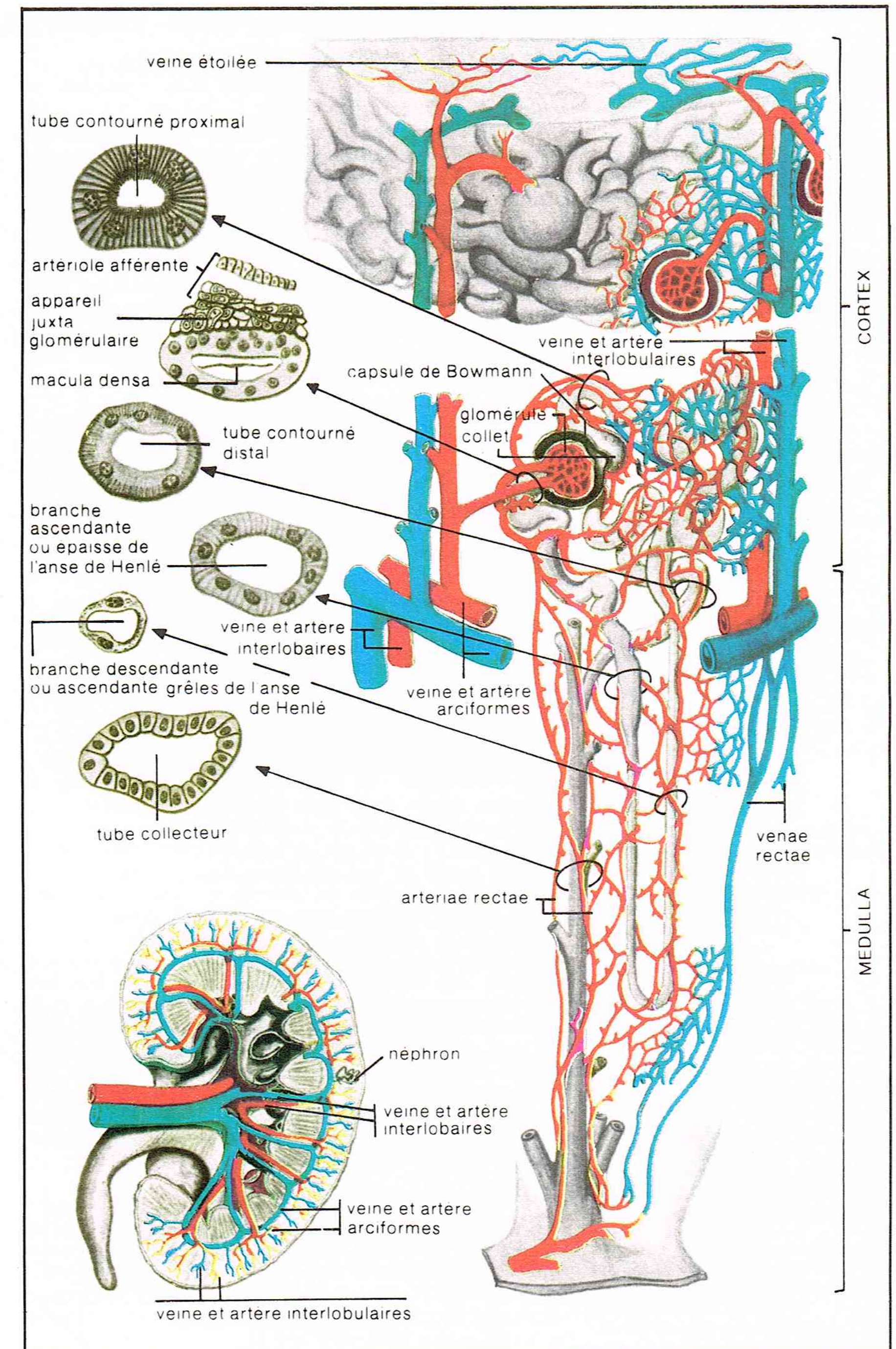
Le néphron des Mammifères conserve un volumineux glomérule et, par élongation du segment grêle, une anse de Henlé caractéristique.

— *Architecture et vascularisation du rein*. Le rein présente la forme d'un haricot et comporte un ou plusieurs lobes, plus ou moins fusionnés (reins uni- ou pluripyramidaires). Il est entouré d'une mince capsule fibreuse. Si l'on observe une coupe d'un rein unipyramidaire de Rongeur, on distingue un *cortex* granuleux périphérique et une *médulla,* ou *pyramide de Malpighi,* interne, à striation radiaire. Cette structure caractéristique correspond à la répartition topographique des néphrons et à la différenciation de l'uretère. Au niveau de la concavité du hile, le rein est creusé d'une cavité, le *calice,* dans lequel saille la *papille* et où débouchent les *canaux papillaires,* réunion de plusieurs tubes collecteurs ; du calice part l'*uretère*. Les artères, les veines rénales et les nerfs, entourés de tissu adipeux et de conjonctif lâche, aboutissent également au niveau du hile.

La circulation rénale est très active. L'artère rénale issue de l'aorte adopte un trajet arqué à la limite des zones médullaire et corticale, constituant l'artère arciforme d'où partent des branches radiaires, ou artères interlobulaires, lesquelles délimitent dans le cortex des lobules non cloisonnés. De ces artères partent les artérioles afférentes, qui se capillarisent en un réseau glomérulaire. Les artérioles efférentes issues des glomérules de la partie externe du cortex fournissent un réseau capillaire artério-veineux entre les tubes contournés ; les artérioles efférentes issues des glomérules les plus profondément situés fournissent des faisceaux de larges capillaires, qui circulent entre les tubules de la médulla, puis un réseau artério-veineux. Les veines du cortex et de la médulla rejoignent la veine arciforme, qui se poursuit au hile par la veine rénale. Il n'y a pas de système porte rénal.

— *Fonctionnement du rein*. Le glomérule volumineux (de 150 à 200 μ chez l'homme) laisse filtrer une quantité considérable d'eau (7,5 l/h pour les deux reins chez l'homme). 99 % de cette eau sera réabsorbée au niveau du tubule (1,5 l d'urine pour 24 h chez l'homme). Pour la première fois chez les Vertébrés, s'élabore une urine hypertonique par rapport au milieu intérieur.

80 à 85 % des constituants de l'ultrafiltrat sont activement réabsorbés au niveau du segment proximal. Cette réabsorption porte sur le sodium ; avec lui passent Cl^- et la moitié de tous les ions bicarbonate (CO_3H^-) destinés à être réabsorbés. La totalité du glucose et des acides aminés ainsi que la moitié de l'urée regagnent également le sang. Des quantités correspondantes d'eau accompagnent obligatoirement et passivement le mouvement de ces éléments. L'urine proximale reste donc isotonique au plasma. Les deux branches de l'anse de Henlé traversent des zones successives dont la concentration osmotique s'élève des régions externes aux régions profondes. L'aldostérone (hormone stéroïde de la corticosurrénale) stimule la réabsorption active de Na par le segment large de l'anse de Henlé (et l'élimination corrélative du K). Le gradient de concentration serait créé et entretenu par cette sortie active des ions Na^+ et par la disposition en contre-courant des deux branches de l'anse avec les anses capillaires qui les accompagnent. Le fluide, isotonique au plasma à la sortie du segment proximal, perd de l'eau dans la branche descendante de l'anse avant de se rediluer dans la branche ascendante et de devenir hypotonique (on observe une importante sortie de Na dans la branche large). Le segment distal est normalement imperméable ; toutefois, une hormone posthypophysaire, l'adiurétine, peut le rendre plus ou moins perméable. La concentration osmotique du fluide intratubulaire tend à s'équilibrer avec celle du milieu environnant, isotonique au plasma. Le long du canal collecteur, également contrôlé par l'adiurétine, l'urine continue à se concentrer par sortie passive d'eau en descendant vers les couches hypertoniques de la médulla. Décelant des écarts minimes de la composition du milieu interne, des systèmes régulateurs endocrines contrôlent l'activité des néphrons pour l'adapter aux nécessités du moment.



Richard Colin

▲ ***Diagramme d'une portion de* lobule rénal *montrant un néphron, des sections typiques des différentes parties du néphron, et la disposition des vaisseaux rénaux d'un rein de Mammifère (d'après* Gray's Anatomy — *Finerby et Courshy).***

APPAREIL GÉNITAL DES VERTÉBRÉS

▶ *Page ci-contre, de gauche à droite et de haut en bas,* **ovaire de lapine vierge** : *la partie externe de la zone corticale présente une abondante réserve de follicules primordiaux, la partie profonde des follicules à divers stades d'évolution. Au centre la médulla réduite, occupée par des sections de gros vaisseaux;* **follicules** *primordiaux, primaire, primaire à 2 ovocytes et cavitaire jeune;* **follicule cavitaire** : *au centre, l'ovocyte et son noyau entouré par la membrane pellucide (bleue). Les cellules folliculeuses de la granulosa creusée de l'antrum et limitée par la membrane de Slavjansky (bleue); autour du follicule, une thèque interne glandulaire et une thèque externe fibreuse.* **Ovaire de lapine gravide** *montrant un fragment de corps jaune entouré par la thèque fibreuse.*

Les Vertébrés se reproduisent par voie sexuée. Les cellules reproductrices, ou gamètes, sont produites par une paire de gonades (testicules ou ovaires). Leur transport est assuré par une paire de voies génitales. L'ensemble des gonades, des voies génitales et de l'appareil copulateur, si la fécondation est interne, constitue l'appareil génital.

L'origine et le développement des gonades

Les cellules germinales

Les cellules germinales primordiales apparaissent à des stades très précoces du développement, localisées au niveau de territoires entoblastiques précis plus ou moins éloignés des ébauches gonadiques somatiques. Elles migrent vers ces ébauches tout en se multipliant. Cette migration s'effectue par des mouvements amiboïdes lorsque les ébauches sont proches (chez les Poissons, les Amphibiens, certains Reptiles et les Mammifères) ; lorsque celles-ci sont plus éloignées (chez les Ophidiens et les Oiseaux), les cellules germinales empruntent d'abord passivement la voie sanguine jusqu'aux ébauches et, là, sortent du réseau vasculaire par des mouvements amiboïdes. Dans les deux cas, un chimiotactisme spécifique des ébauches détermine la migration amiboïde.

Chez l'embryon humain, dès la 4e semaine, 30 à 50 cellules germinales occupent la paroi endodermique du sac vitellin au voisinage du départ de l'allantoïde. Elles migrent par amiboïsme en se multipliant : un millier de cellules colonisent ainsi les ébauches.

Les ébauches des gonades

Les premières ébauches gonadiques se forment à partir des crêtes génitales, allongées sur toute la longueur de la cavité cœlomique, de part et d'autre de la racine du mésentère dorsal, sur la face interne de l'ébauche mésonéphritique. L'épithélium cœlomique de ces crêtes est partiellement colonisé par les cellules germinales primordiales au terme de leur migration. La partie restante des crêtes, stérile, disparaît ou persiste comme organe lymphoïde (corps adipeux des Amphibiens Anoures).

L'épithélium s'épaissit et fait saillie au plafond de la cavité abdominale. Le premier constituant de la gonade, le *cortex,* est formé. Des cellules, issues du blastème mésonéphritique, pénètrent dans le pédicule de la crête et viennent au contact du cortex, dont elles ne sont séparées que par une mince couche de mésenchyme. Ces cellules constituent la *médulla* gonadique. La gonade indifférenciée comprend : un cortex, où sont localisées les cellules germinales, un stroma mésenchymateux, contenant les vaisseaux sanguins, et une médulla centrale, stérile, d'origine mésonéphritique.

La différenciation des gonades

La *médulla* peut attirer les cellules germinales du cortex et proliférer. Le cortex stérile se réduit à un épithélium péritonéal recouvrant le mésenchyme, où se développe la vascularisation. Les cellules germinales se multiplient lentement pour donner les spermatogonies primaires. Un testicule est alors différencié.

Le *cortex* s'épaissit par multiplication rapide des cellules germinales, qui se différencient en ovogonies primaires. La différenciation de l'ovaire se fait par poussées successives de *cordons corticaux,* lesquels refoulent la médulla et les cordons de première poussée dont les éléments involuent. Les cordons corticaux se fragmentent en follicules ovariens composés d'une cellule germinale, qui entre en préméiose (ovocyte I), entourée de cellules somatiques nourricières, les cellules folliculeuses. La médulla stérile se creuse en sacs ovariens ou se dispose en thèques autour des follicules.

Cette différenciation de la gonade peut laisser subsister un *territoire hétérologue* rudimentaire. Celui-ci, dans certaines conditions, peut se développer et former un organe : par exemple, l'organe de Bidder qui coiffe le testicule du crapaud, le testicule gauche des Oiseaux, l'ovaire droit des embryons d'Oiseaux. La différenciation peut ne pas se produire ; l'adulte est alors hermaphrodite (hermaphrodisme fonctionnel successif de certains Poissons, hermaphrodisme accidentel non fonctionnel chez divers Mammifères, dont l'homme).

La structure des gonades

Structure de l'ovaire

Pendant la maturation du follicule, l'ovogonie devient un ovocyte de premier ordre (ovocyte I) et reste bloquée dans son évolution en métaphase de 1re division de méiose.

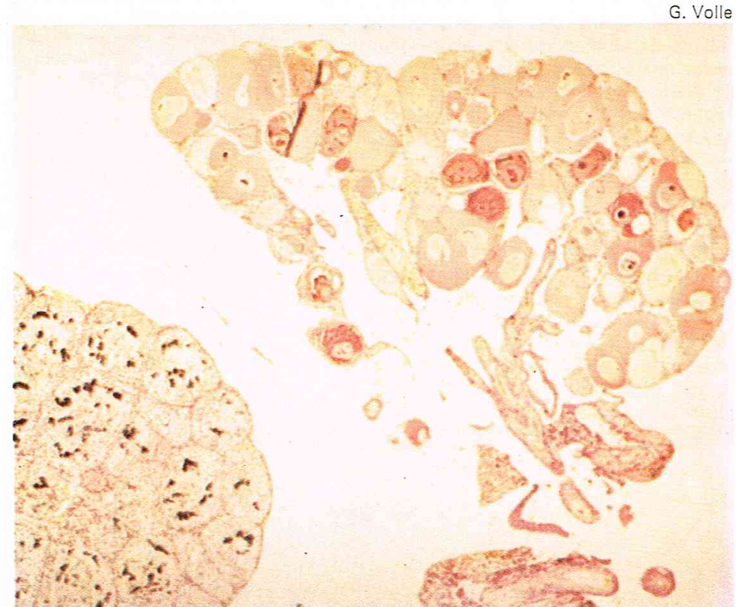
Chez les non-mammaliens et les Monotrèmes, les cordons médullaires se creusent en un ou plusieurs sacs ovariens plus ou moins développés. L'ovaire devient creux. Une très importante vitellogenèse permet à la cellule germinale de s'accroître considérablement (2 mm chez la grenouille, quelques centimètres chez la poule), tandis que les cellules folliculeuses restent discrètes.

Chez les Marsupiaux et les Euthériens, les cordons médullaires constituent des enveloppes, ou thèques, autour des follicules. L'ovaire reste plein. La maturation des follicules intéresse essentiellement les cellules folliculeuses qui se multiplient activement pour former la masse énorme de la *granulosa.* Celle-ci se creuse d'une cavité folliculaire, l'*antrum,* dans laquelle l'ovocyte, pratiquement alécithe, fait saillie. Le follicule à maturité (follicule cavitaire de De Graaf) fait saillie à la surface de l'ovaire. L'ovocyte I est alors expulsé : c'est la ponte ovarienne, ou ovulation. Il termine sa première division méiotique et donne l'ovocyte II ainsi que le 1er globule polaire. L'ovocyte II descend le long des voies génitales. S'il y a fécondation, la pénétration du spermatozoïde provoque la transformation de l'ovocyte II en ovotide avec émission du 2e globule polaire (2e division de la méiose).

L'ovulation, qui est spontanée chez la plupart des Mammifères, peut être provoquée par l'accouplement (par exemple, l'ovulation réflexe, qui a lieu 6 à 8 h après le coït chez la lapine). Après la ponte ovarienne, les cellules folliculeuses et les cellules thécales envahissent l'antrum. Les vaisseaux sanguins pénètrent en disposition radiaire entre les cellules. Celles-ci, hypertrophiées, se chargent de gouttelettes de phospholipides et d'un pigment qui leur donne une teinte jaune. Le follicule se transforme en corps jaune à sécrétion endocrine (progestérone). Si l'ovule n'est pas fécondé, le corps jaune, menstruel, ne dure que quelques jours. S'il est fécondé, il se développe en un corps jaune gravidique, ou de grossesse, qui se

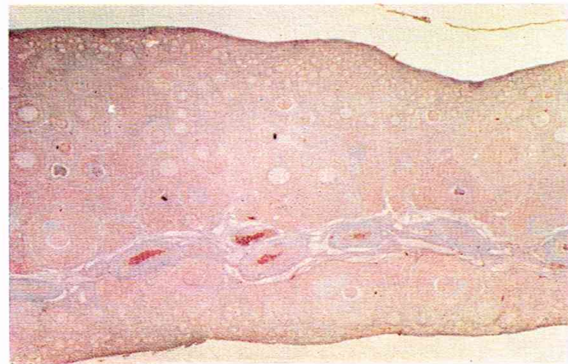
▼ *A gauche,* **organe de Bidder** *coiffant un testicule de crapaud. Chez le mâle, la partie antérieure de la crête génitale fertile, à composants médullaires déficients, s'est développée en ovaire qui reste vestigial du fait de l'inhibition exercée par le testicule. A droite, coupe d'ovaire creux d'Amphibien de type classique : on observe des ovocytes à différents stades de la vitellogenèse; celui de droite, âgé, possède un cytoplasme riche en plaquettes vitellines (hétérolécithe).*

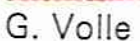
G. Volle

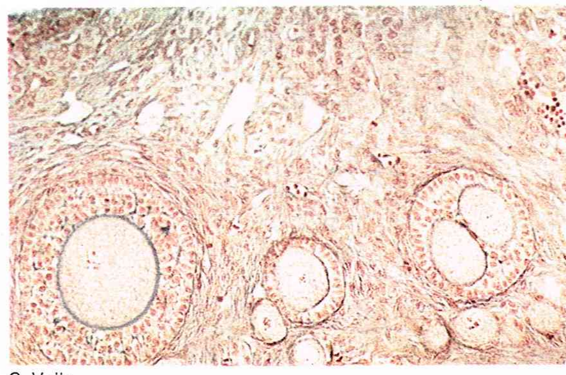


G. Volle

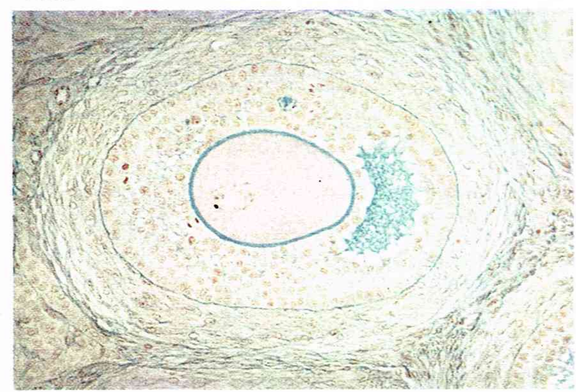




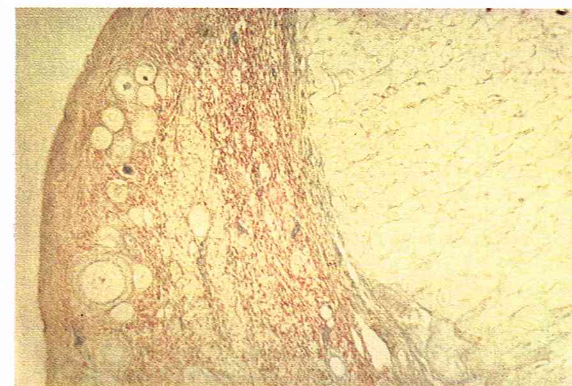
G. Volle 



G. Volle



G. Volle



G. Volle

▼ ***De gauche à droite et de haut en bas,* testicule *de Sélacien (roussette). Cystes se formant dans la zone germinative externe (à gauche) et évoluant vers la zone interne; la zone sombre à droite représente le nodule glandulaire.* Détail *de la zone* germinative : *2 cystes en formation.* Région centrale : *à gauche, 3 cystes à spermatogonies secondaires; à droite, cystes à spermatocytes 1 au stade leptotène.* Bord interne du testicule : *cyste à maturité s'ouvrant dans un diverticule du canal longitudinal du testicule* (système du rete) *; à droite, cyste en voie de résorption.***

maintient tout au long de celle-ci. Les corps jaunes peuvent se rencontrer chez des Sélaciens ovipares, des Téléostéens, des Reptiles ainsi que chez tous les Mammifères y compris les Monotrèmes, pourtant ovipares.

Structure du testicule

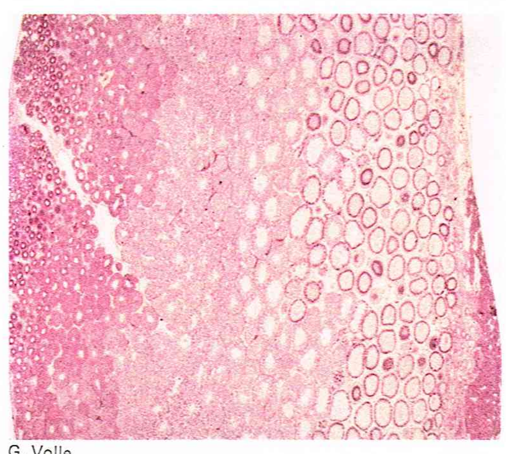
Les cordons médullaires se développent en tubes séminifères permanents ou se fragmentent en cystes caducs.

Les *cystes* du testicule des Anamniotes se forment dans une zone germinale externe du testicule, où les cellules somatiques et germinales se divisent activement. Une spermatogonie s'entoure de quelques cellules folliculeuses; le cyste ainsi formé évolue lentement en se déplaçant vers le bord interne du testicule. Au cours de cette évolution, la cellule germinale donne de nombreux spermatozoïdes et la cellule folliculeuse est à l'origine de la paroi du cyste. Les cystes viennent alors s'ouvrir dans les canalicules permanents du *rete testis*. Les spermatozoïdes sont libérés et les cellules folliculeuses dégénèrent ou se transforment en cellules glandulaires. Chez les Anoures, les cystes évoluent sur place, accolés à la paroi d'un système de cavités sans doute homologues aux canaux du *rete*.

Les testicules tubulaires des Amniotes sont composés d'un système de *tubes séminifères permanents,* en continuité avec les canaux du *rete*. Pendant la différenciation testiculaire, les cordons médullaires forment une série d'arches qui débouchent par leurs deux extrémités dans le *rete testis*. Ces arches se coudent (90 coudes par arche chez le rat), puis les parties droites s'allongent. La longueur totale des tubes séminifères, formés à partir de ces arches emboîtées, devient considérable (3 000 m chez le taureau).

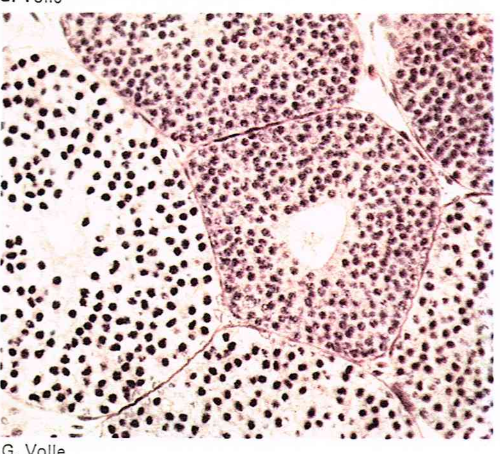
L'épithélium séminal est constitué de cellules somatiques, les *cellules de Sertoli*. Les cellules germinales évoluent dans l'épaisseur de cet épithélium, de la base vers la lumière du tube, entre les cellules de Sertoli. Dans une section de tube séminifère de Mammifère, on observe toujours l'évolution de quatre générations de cellules, provenant de la division de spermatogonies souches. Ces quatre générations de cellules sont groupées suivant des associations cellulaires définies, que l'on a classées en stades; l'ensemble de ces stades constitue un *cycle de l'épithélium séminifère*. En allant le long du tube (à l'aide de coupes sériées), on retrouve périodiquement les mêmes associations cellulaires aux mêmes stades, résultat qui met en évidence l'existence d'une *onde spermatogénétique*. Cette onde prend naissance à intervalles réguliers au milieu du tube séminifère et se propage jusqu'à chaque extrémité du tube, d'un mouvement hélicoïdal, lent et continu (0,05 à 0,06 mm/h chez le rat). Elle déclenche sur son passage l'évolution des spermatogonies souches, qui vont donner naissance à une lignée séminale nouvelle.

Chez la plupart des Mammifères, les testicules subissent une migration les amenant dans la partie postérieure de la cavité abdominale ou dans deux diverticules ventraux



G. Volle

G. Volle



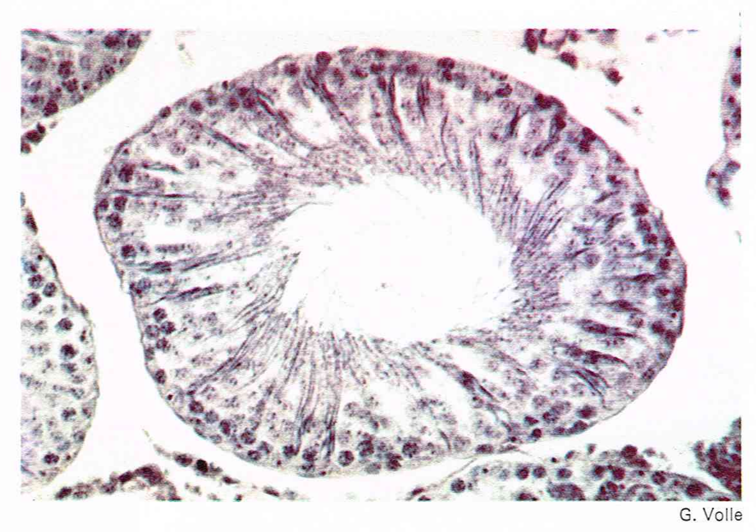
G. Volle



G. Volle



G. Volle



G. Volle

▲ ***Coupes de** testicules*
de cobaye :
à gauche, testicule avec de nombreuses sections de tubes séminifères surmonté par la tête de l'épididyme dont les sections du canal accumulent les spermatozoïdes; à droite, section de tube séminifère à un stade (IV') de fin de cycle de son épithélium; les noyaux basaux clairs, à gros nucléole, sont ceux des cellules de Sertoli.

de celle-ci (les processus vaginaux). Ils refoulent la musculature abdominale (sacs crémastériens) ainsi que, souvent, la peau, qui se soulève en sacs scrotaux (bourses). Cette descente serait liée à la contraction du *gubernaculum testis* ligamentaire, inséré sur le testicule. Le canal déférent et les vaisseaux testiculaires accompagnent le testicule dans sa migration. Les testicules peuvent donc rester intra-abdominaux (Cétacés, Proboscidiens, etc.), quitter la cavité abdominale et s'engager dans des sacs crémastériens, et cela soit sans formation de scrotum (Pinnipèdes, rhinocéros, etc.), soit avec scrotum (Carnivores, Primates, etc.). Cette migration peut être définitive ou temporaire (Rongeurs par exemple). Dans ce dernier cas, le canal inguinal, qui fait communiquer le processus inguinal et la cavité abdominale, reste ouvert et le testicule peut remonter dans la cavité abdominale en dehors des périodes d'activité sexuelle. La cryptorchidie s'accompagne toujours de stérilité; la migration est probablement en rapport avec la nécessité d'une température plus basse que la température corporelle, compatible avec la spermatogenèse.

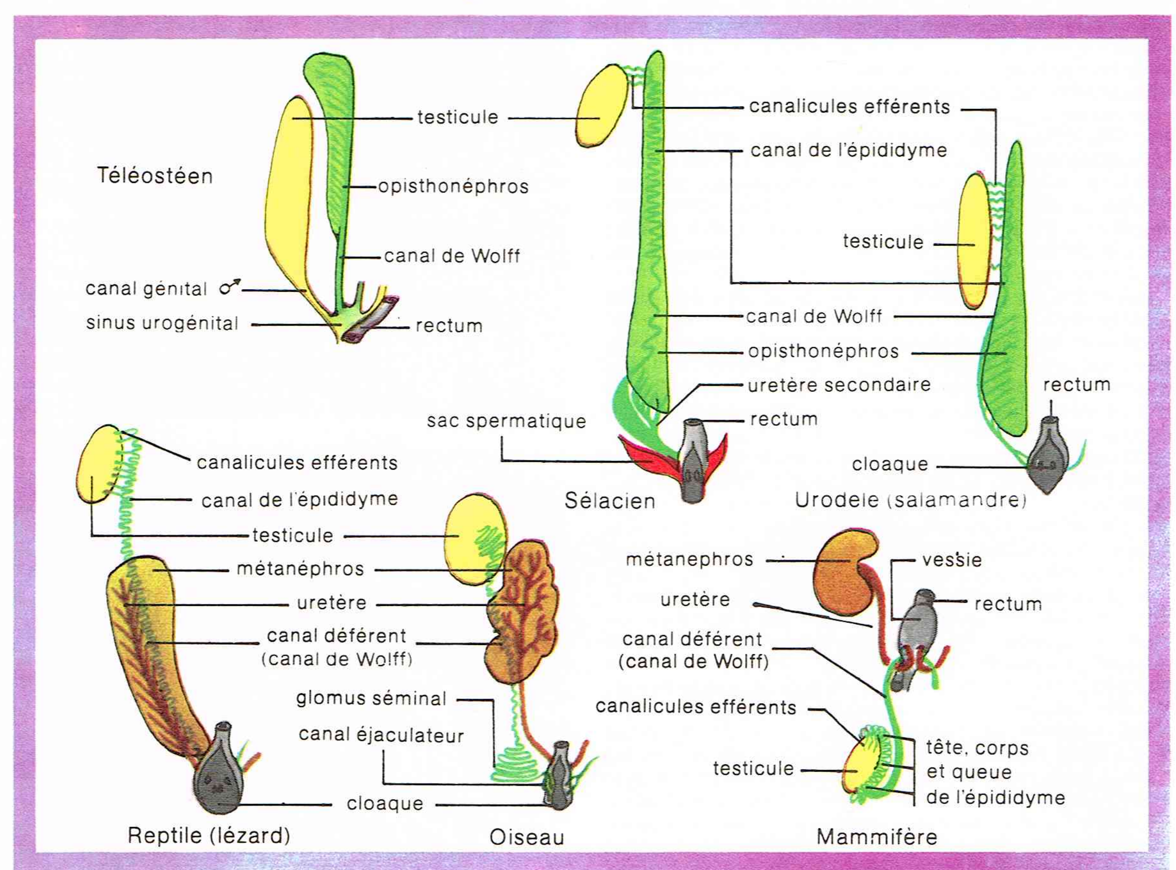
Dans le testicule à cystes comme dans le testicule à tubes, le cortex involue et se réduit à un épithélium péritonéal doublé par l'albuginée mésenchymateuse qui contient les vaisseaux sanguins. Entre les cystes ou les tubes, ce mésenchyme se différencie en tissu interstitiel endocrine (testostérone).

Les voies génitales

Voies génitales particulières des Cyclostomes et des Téléostéens

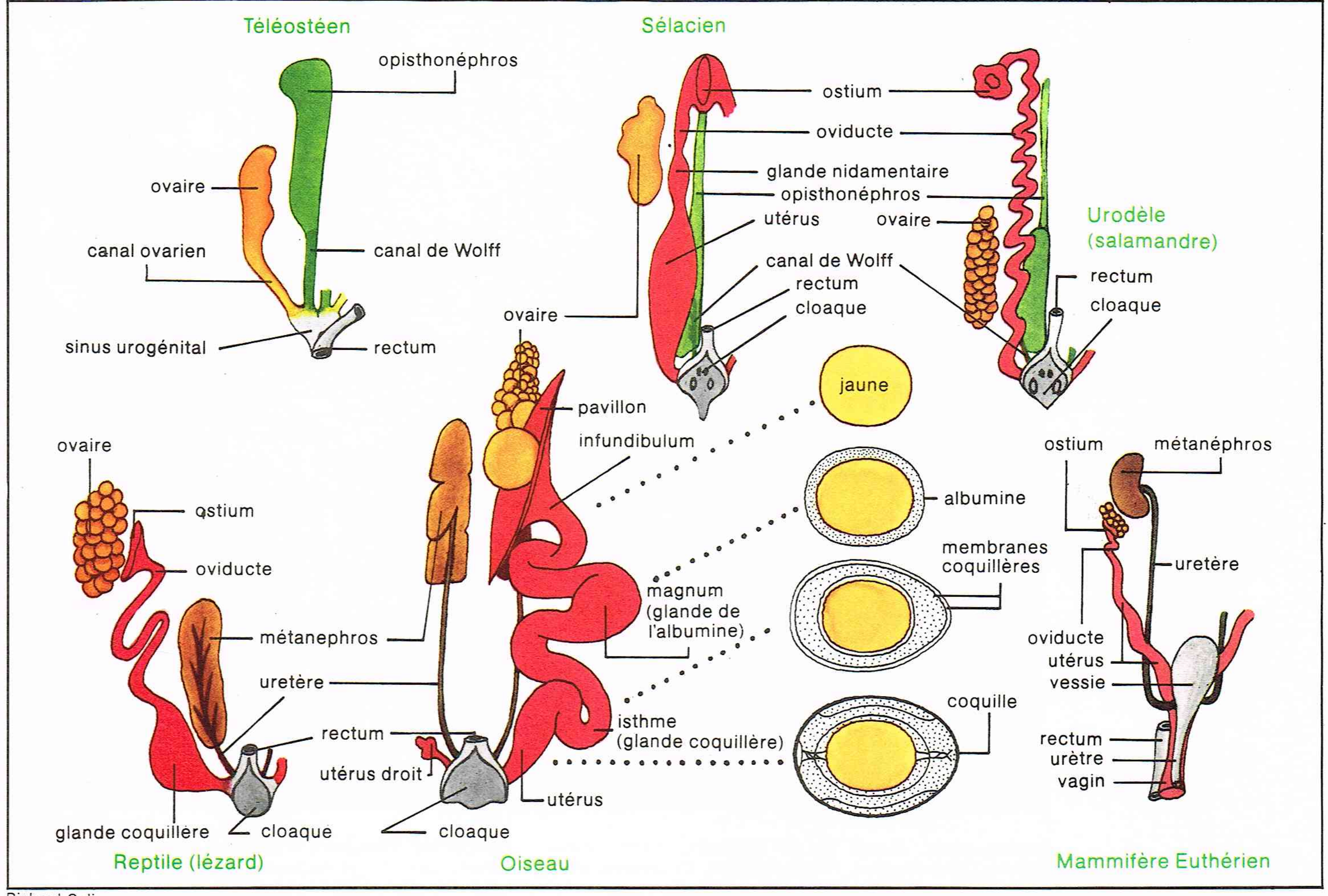
Chez les Cyclostomes (où les gonades sont fusionnées en une masse impaire), les produits génitaux tombent dans le cœlome et sont évacués à l'extérieur par deux pores abdominaux, qui ne s'ouvrent qu'au moment de la reproduction au voisinage des canaux de Wolff. Ceux-ci ont donc uniquement une fonction urinaire.

Chez les Téléostéens, la cavité centrale de la gonade se prolonge vers l'arrière par un canal issu de la crête génitale. Ce canal s'ouvre au niveau d'une papille impaire située entre l'anus et l'orifice urinaire. Le canal de Wolff est donc purement urinifère. Chez les Salmonidés, Anguil-



Richard Colin

▶ ***Gonades** et voies génitales **mâles** chez divers Vertébrés (vues ventrales).*



Richard Colin

▲ ***Gonades et voies génitales*** **femelles** ***chez divers Vertébrés (vues ventrales) [pour l'Oiseau, d'après Beaumont].***

lidés et Murénidés femelles, ces voies génitales n'existent pas; les gamètes passent du cœlome à l'extérieur par des entonnoirs péritonéaux provenant d'un cloisonnement secondaire du cœlome et s'ouvrant à l'extérieur entre l'anus et l'orifice urinaire.

Voies génitales mâles

Tous les autres Gnathostomes mâles ont conservé les connexions entre les testicules, les reins et les uretères primaires. Chez les Anamniotes, le mésonéphros étant le rein fonctionnel, le canal de Wolff assure à la fois l'évacuation de l'urine et celle des gamètes mâles. Cependant, chez les Chondrichthyens et les Urodèles, les voies urinaires tendent à se séparer du canal de Wolff, qui devient, fonctionnellement, un véritable spermiducte (comme chez les Amniotes). Cette connexion des canalicules du *rete* avec les néphrons du mésonéphros peut ou non faire perdre à ce dernier ses fonctions urinaires.

Chez les Amniotes, le mésonéphros n'est plus fonctionnel chez l'adulte. Quelques tubules connectés au *rete* forment les canaux efférents du testicule. Le canal de Wolff s'hypertrophie; sa partie antérieure se contourne et devient glandulaire, formant l'épididyme, alors que sa partie postérieure constitue le canal déférent.

Voies génitales femelles

Dès leur arrivée dans la cavité abdominale, les ovules passent dans le canal de Müller, ou oviducte, qui s'ouvre par un pavillon cilié (ostium) au voisinage immédiat de la gonade. Sur le trajet des deux oviductes, dont l'extension est variable selon les espèces et selon l'état physiologique des femelles, on distingue des portions différenciées, qui n'ont pas la même fonction chez tous les Gnathostomes et qui sont appelées « utérus » et « vagin » par simple analogie avec les Mammifères.

Les canaux de Müller sont donc parallèles aux canaux de Wolff, lesquels disparaissent chez les Amniotes puisqu'ils n'y ont plus de fonction urinaire. L'origine de ces canaux est encore mal connue; ils dérivent peut-être des canaux de Wolff, en particulier chez les Sélaciens. Leur débouché se fait soit directement au-dehors (chez les Poissons), soit dans un cloaque, carrefour des voies digestives, urinaires et génitales.

— Chez les *Chondrichthyens,* le canal de Müller différencie une *glande nidamentaire* en deux parties, sécrétant respectivement l'albumine et la coque qui entoure l'œuf.

— Chez les *Amphibiens,* il devient très long et contourné chez la femelle mûre. Le « tube » sécrète la gangue muqueuse qui entoure les œufs; l' « utérus », court et large, permet leur stockage temporaire.

— Chez les *Oiseaux,* seul le canal gauche est développé; il se différencie en *magnum glandulaire* qui sécrète l'albumine, *isthme* qui élabore la membrane coquillière en deux feuillets et *utérus* qui sécrète une solution saline doublant le volume de l'albumine et dépose la coquille calcaire. Celle-ci durcira à l'air libre.

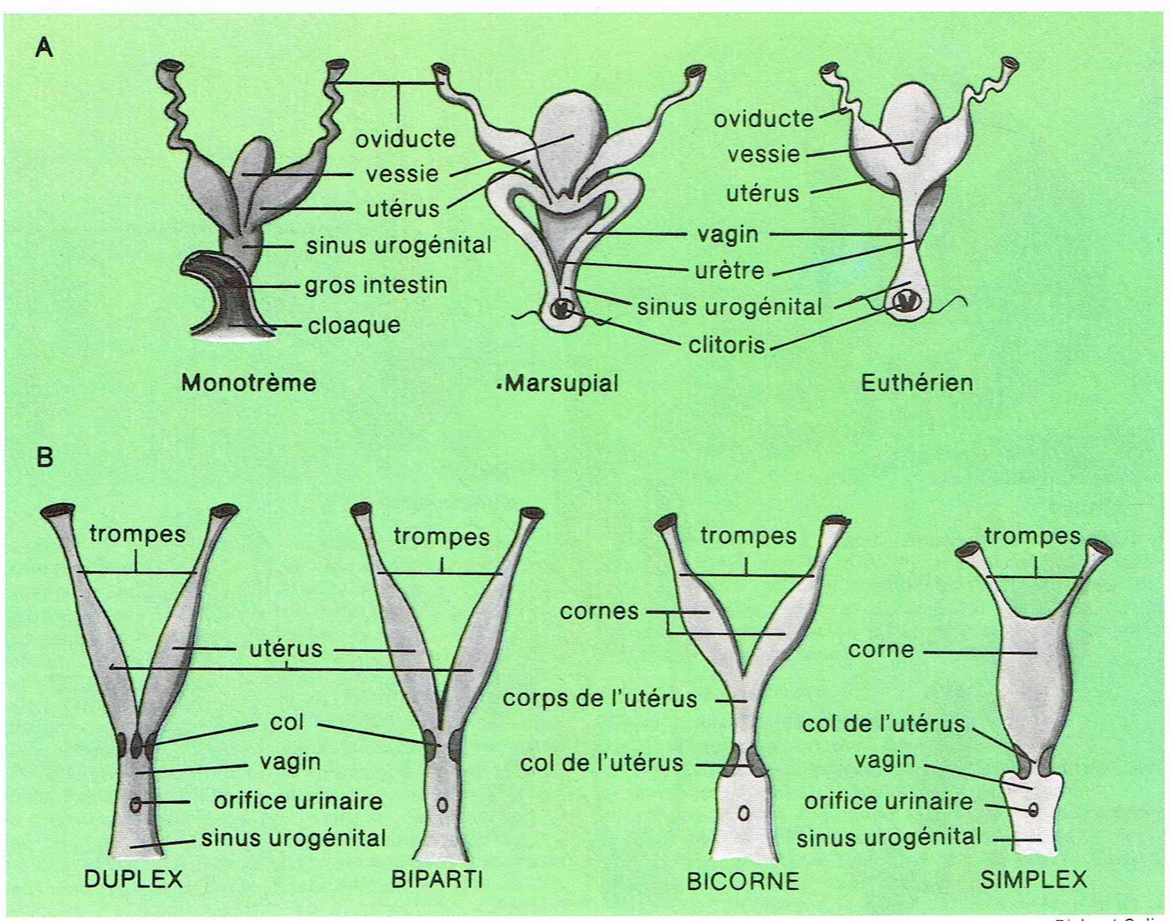
— Chez les *Mammifères,* il se différencie en : une *trompe de Fallope,* qui recueille les gamètes, un utérus, qui assure l'implantation de l'embryon, et un vagin, ouvert dans le sinus urogénital et qui permet l'intromission du pénis.

• Chez les *Monotrèmes,* les canaux de Müller restent indépendants et débouchent séparément dans le sinus urogénital, qui joue le rôle de vagin lors de l'accouplement.

• Chez les *Marsupiaux,* ils entrent en contact dans le plan sagittal par une partie de leurs portions vaginales, qui peuvent fusionner. Les vagins très développés forment chacun un cul-de-sac vaginal (ces culs-de-sac s'affrontent et donnent le cul-de-sac vaginal médian, dont la cloison médiane peut ou non disparaître) et un vagin latéral étroit, débouchant dans le sinus urogénital. Chez la plupart des Marsupiaux, le fœtus passe directement du cul-de-sac médian au sinus urogénital, selon un processus complexe (résorption de la paroi).

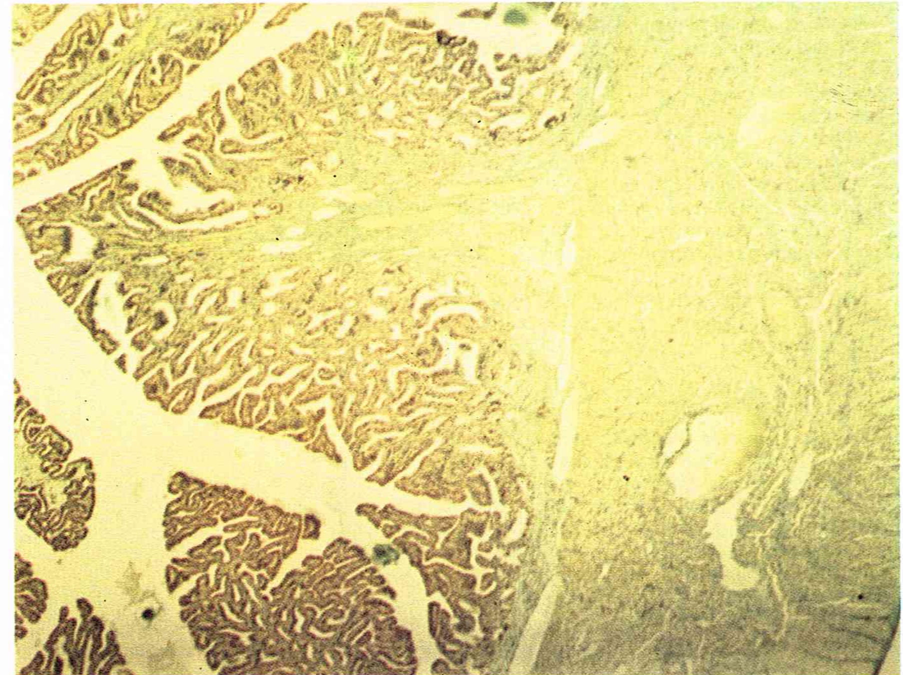
• Chez les *Euthériens,* les portions vaginales fusionnent en un vagin impair; selon les variations dans la fusion des portions utérines, on distingue : utérus duplex

▶ *Voies génitales de Mammifères : A, vue dorsale chez un Monotrème, un Marsupial et un Euthérien (d'après D. Webster et M. Webster); B, vue ventrale des différents types d'utérus chez les Euthériens (d'après Raynaud).*



Richard Colin

▼ *Coupe transversale d'utérus de lapine en phase lutéinique : la musculeuse est puissante et la muqueuse est transformée en dentelle utérine par l'énorme prolifération de l'épithélium doublé d'un chorion très vascularisé.*



G. Volle

(lapine, rate), utérus biparti (hamster, porc), utérus bicorne (Artiodactyles, Périssodactyles, Carnivores, Cétacés) et utérus simplex (Primates, dont la femme).

Le cycle menstruel de la femme et sa régulation neuro-endocrine

Chez la femme, le cycle menstruel est de 28 jours. Il ne cesse que pendant la grossesse et la lactation. Au début du cycle, une hormone hypophysaire follico-stimulante (FSH) provoque le développement d'un follicule ovarien dont les cellules folliculeuses, et les cellules thécales qui l'entourent, produisent l'œstradiol (œstrogène). Celui-ci stimule alors l'hypothalamus, qui sécrète une hormone, le LF-RF (LH et FSH releasing factor), lequel déclenche la sécrétion de la FSH et d'une autre hormone hypophysaire, l'hormone lutéinisante (LH). Ces hormones provoquent la ponte ovarienne. Le corps jaune qui se développe alors, au cours de la phase lutéale, sécrète à son tour de l'œstradiol mais aussi de la progestérone. Ces deux hormones permettent la transformation profonde de la muqueuse utérine (prolifération de l'épithélium utérin et de ses glandes, développement considérable de la vascularisation), prête alors à recevoir l'œuf éventuellement fécondé.

Si l'œuf est fécondé, il va produire une hormone chorionique gonadotrope qui stimule le corps jaune et sa sécrétion de progestérone, permettant le développement de l'embryon et du placenta. Au cours de la grossesse, la plus grande partie des œstrogènes est d'origine placentaire. Ils proviennent de la transformation d'une préhormone, synthétisée par les glandes surrénales de la mère et du fœtus. Cette molécule et son produit de transformation au niveau du foie sont transférés dans le placenta, où ils sont transformés en œstradiol et œstriol (autre œstrogène), qui sont alors sécrétés par le placenta.

Si la fécondation n'a pas lieu, la progestérone et l'œstradiol de la phase lutéale freinent la production de LF-RF, déclenchant ainsi la régression du corps jaune. Privé d'hormone, l'endomètre utérin va bientôt se délabrer (menstrues, ou règles).

Il existe donc deux types d'hormones sexuelles. Certaines, sécrétées par les ovaires, sont des stéroïdes (œstradiol, œstriol, progestérone) agissant sur toutes les structures du système, dont elles contrôlent le développement et le fonctionnement; elles sont responsables de la différenciation des caractères sexuels secondaires et du comportement sexuel. D'autres protéines, sécrétées par l'hypophyse, permettent le développement des gamètes et la synthèse des hormones stéroïdes. Leur sécrétion est contrôlée par l'hypothalamus (situé à la base du cerveau). C'est sur lui que s'exerce le rétro-contrôle *(feed-back)* des hormones stéroïdes, dont l'activité est donc intégrée au niveau le plus élevé de l'individu.



B. Graf

◀ **Cellules de Purkinje** *du cervelet de souris : on observe la cellule nerveuse, bipolaire, avec un axone peu visible et un dendrite très richement arborisé dans un plan (méthode de Cox-Molinov, dérivée de la méthode de Golgi).*

SYSTÈME NERVEUX DES VERTÉBRÉS

Le système nerveux est un immense réseau de communications formé par des millions (plusieurs billions chez l'homme) de cellules spécialisées; ce réseau comporte ses récepteurs, son appareil de transmission, ses relais, ses centres et ses effecteurs. Son organisation et son fonctionnement sont extrêmement complexes et nous ne pourrons ici en donner qu'une idée et suivre les grandes lignes de son évolution à travers les Vertébrés qui conduit à un réseau plus centralisé par télencéphalisation chez les Mammifères.

L'unité structurale et fonctionnelle du tissu nerveux est le *neurone,* c'est-à-dire la cellule nerveuse et ses prolongements : l'axone et les dendrites. Les neurones sont enchevêtrés, mais cependant individualisés ainsi que le pensait Cajal; d'innombrables jonctions s'établissent entre eux au niveau des synapses, mais seulement par contiguïté, les espaces intercellulaires au niveau des zones de jonction étant de l'ordre de 200 Å. Les neurones entrent ainsi en relation non seulement entre eux, mais aussi avec des cellules sensorielles réceptrices, des fibres musculaires et des cellules glandulaires. Entre les neurones, un feutrage de cellules de soutien de plusieurs types, assurant la nutrition, constitue la *névroglie.*

Le neurone

Embryologie du tissu nerveux

Nous n'en donnerons qu'un bref aperçu. Les cellules épithéliales du tube neural se multiplient et donnent origine aux cellules nerveuses ainsi qu'aux cellules de la névroglie. Les cellules des crêtes neurales donnent naissance aux cellules ganglionnaires.

Le neuroblaste indifférencié, apolaire, se transforme en neuroblaste bipolaire, puis unipolaire (lequel donne l'axone), qui devient multipolaire par poussée de dendrites; il constituera le neurone, dont l'axone s'allonge, s'enveloppe d'une gaine de myéline et, souvent, quitte les centres nerveux.

Le contingent total de cellules nerveuses se constitue pendant la vie fœtale. Ces cellules ne se divisent pas, mais le corps cellulaire exerce un rôle trophique (synthèse de protéines) sur les prolongements, qui peuvent ainsi régénérer.

Structure du neurone

Le **corps cellulaire,** ou **soma,** présente des formes variables; il est souvent de grande taille et possède un noyau arrondi, avec un gros nucléole et un péricaryon, cytoplasme qui renferme des formations particulières :

— Les *neurofibrilles,* plus ou moins enchevêtrées, sont des agrégations de neurofilaments qui se poursuivent dans les prolongements cellulaires;

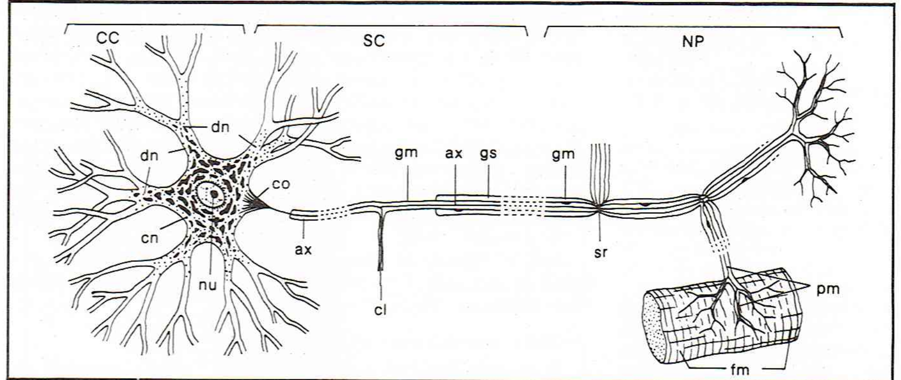
— Les *corps de Nissl* ont, au microscope optique, l'aspect de granulations ou d'amas plus ou moins denses qui se modifient suivant l'état physiologique des cellules. Le microscope électronique montre qu'il s'agit de *cisternae* de réticulum endoplasmique, parallèles, et de particules de ribonucléoprotéines. Au niveau du réticulum a lieu une synthèse de protéines, lesquelles sont envoyées ensuite progressivement dans l'axone.

Les **prolongements** sont de deux types :

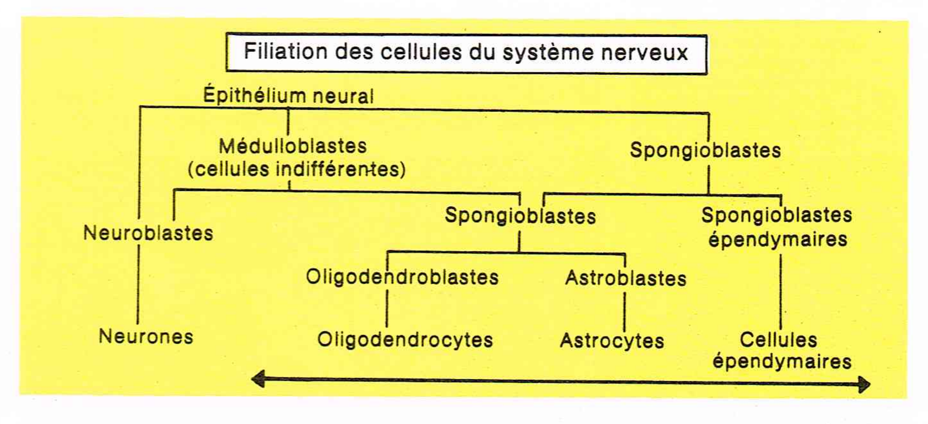
— Les *dendrites,* plus ou moins nombreux, sont des ramifications généralement courtes et buissonnantes, souvent épineuses, et qui, au total, occupent une aire considérable. Ils contiennent, outre des corps de Nissl et des mitochondries, de longs microtubules parallèles, ou neurotubules, ainsi que quelques neurofilaments.

— L'*axone,* toujours unique, est généralement plus long et plus fin que les dendrites; il naît par un cône d'implantation, prolongement conique du péricaryon dépourvu de corps de Nissl; il peut émettre des collatérales, elles-mêmes ramifiées. Les axones de la plupart des cellules nerveuses peuvent être identifiés par la présence de la myéline qui les entoure.

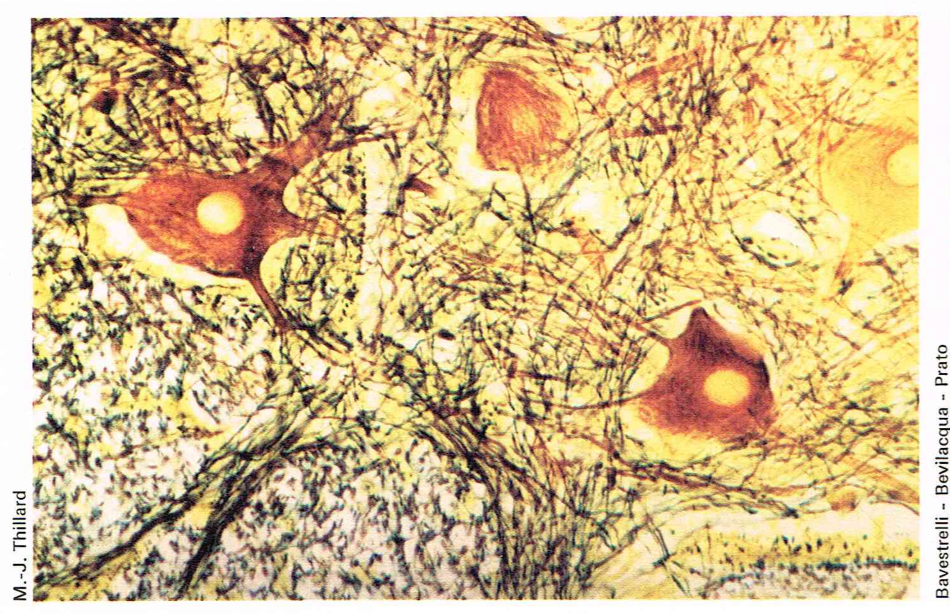
▼ *Schématisation* **d'un neurone multipolaire :** *CC, corps cellulaire et dendrites; SC, portion de l'axone située dans le système nerveux central; NP, portion située dans le nerf périphérique; dn, dendrites; cn, corps de Nissl; nu, nucléole du noyau; co, cône d'implantation; gm, gaine de myéline; cl, collatérales; ax, axone; gs, gaine de Schwann; sr, étranglement ou nœud de Ranvier; pm, plaque motrice; fm, fibre musculaire.*



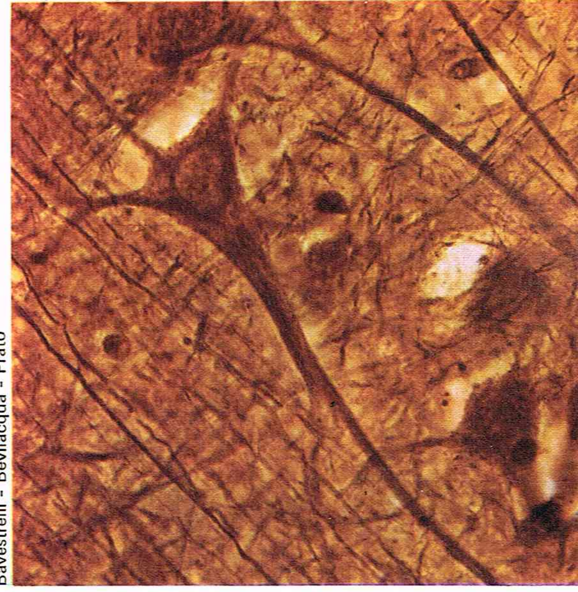
I.G.D.A., modifié Richard Colin



▲ *Tableau de l'embryologie des cellules nerveuses.*



M.-J. Thillard



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *A gauche,* **cellules nerveuses multipolaires** *(un axone, plusieurs dendrites) de la corne ventrale de la moelle épinière de chat; l'imprégnation argentique par la méthode de Cajal met en évidence les neurofibrilles enchevêtrées que renferme le cytoplasme. A droite,* **cellules pyramidales,** *typiques du cortex.*

▼ *Faisceaux de fibres nerveuses, coupés transversalement ou longitudinalement et groupés en un nerf, dans un cou de souris; dans chaque faisceau, entouré d'un périnèvre conjonctif (en bleu), on distingue des fibres et les noyaux des cellules de la gaine de Schwann.*

Diversité des neurones

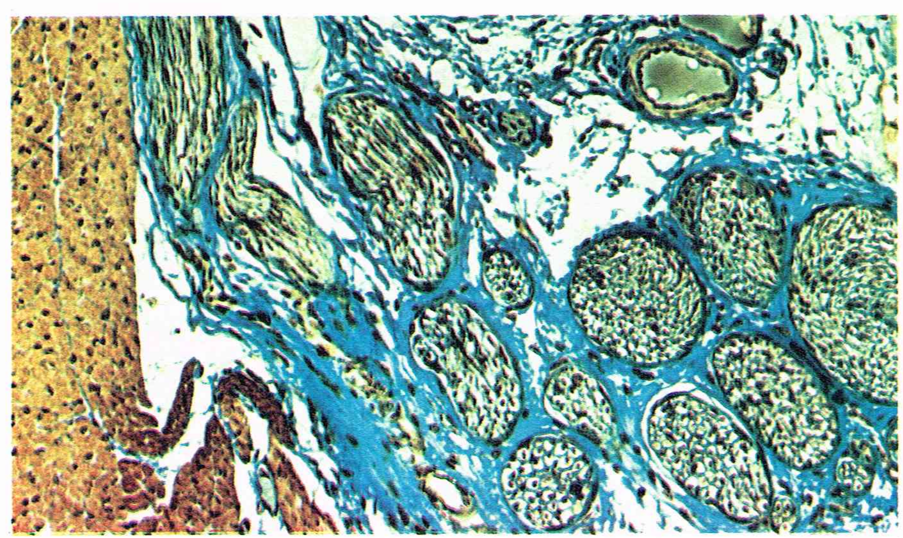
L'aspect des neurones, la forme du soma et l'importance des dendrites varient selon les régions du système nerveux; certains sont très typiques : les cellules pyramidales du cortex, les cellules de Purkinje du cervelet, les cellules multipolaires ou cellules étoilées de la moelle épinière, les cellules pseudo-unipolaires des ganglions.

Au point de vue physiologique, on distingue des neurones *périphériques,* sensibles ou moteurs, et des neurones *centraux,* ou *interneurones.* Les prolongements sont donc en rapport soit avec des cellules réceptrices pour les dendrites périphériques, soit avec des cellules effectrices pour les axones périphériques, soit encore avec d'autres neurones, l'axone d'un neurone s'articulant sur le corps cellulaire ou sur les dendrites d'un ou de plusieurs autres neurones. Dans la mesure où un axone peut émettre de nombreuses collatérales, on comprend que les relations interneuronales soient extrêmement touffues et complexes.

Les terminaisons nerveuses périphériques sont arborisées et peuvent être différenciées en pinceaux, boutons terminaux et réseaux.

Fibres nerveuses et gaines

Bien que désignant théoriquement l'axone entouré de ses gaines, le terme *fibre nerveuse* tend à se confondre avec celui de prolongement axonique ou dendritique, que celui-ci soit muni ou non de gaines. En effet, dans la substance grise des centres, les fibres ne sont pas entourées de gaines et, d'autre part, les portions des dendrites périphériques proches de la cellule d'origine ont les mêmes propriétés histologiques que les fibres axoniques.



M.-J. Thillard

Si l'on examine la structure d'une fibre typique du système périphérique cérébro-spinal, elle apparaît constituée d'un axone entouré, dès son origine et presque jusqu'à son extrémité, d'une *gaine de myéline* et d'une enveloppe, ou *gaine de Schwann.*

Ces gaines sont discontinues ou interrompues par des étranglements ou *nœuds de Ranvier,* qui déterminent des segments successifs. En effet, la gaine de Schwann est formée de cellules aplaties équivalentes de cellules névrologiques, les *cellules de Schwann,* recouvrant chacune un segment. Au niveau des étranglements, l'axone n'est recouvert que par des prolongements de ces cellules.

La gaine de myéline, située entre l'axone et la gaine de Schwann, n'apparaît généralement sur les coupes histologiques que comme un espace vide; elle est en effet de nature lipidique et se dissout par les procédés ordinaires de déshydratation utilisés pour les observations en microscopie optique, sauf après fixation au tétroxyde d'osmium. La microscopie électronique a révélé sa structure et montré qu'elle dérive de la cellule de Schwann.

On peut partir pour la comprendre d'une fibre non myélinisée, comme celle des neurones sympathiques : la cellule de Schwann encercle l'axone, formant un revêtement autour de lui; le contact bord à bord de sa double membrane, réfléchie autour de l'axolemme, s'appelle le *mésaxone.* Dans les fibres myélinisées du système périphérique, à partir du mésaxone, la membrane plasmique de la cellule schwannienne s'enroule en spirale autour de l'axone et constitue une série de lamelles lipoprotéiques.

Par endroits, la gaine de myéline semble interrompue par des fentes obliques, les *incisures de Schmidt-Lantermann.* Il s'agit en réalité de zones où les lamelles de myéline sont écartées les unes des autres, les espaces étant occupés par du cytoplasme schwannien.

La myéline est responsable de la couleur blanche des faisceaux de fibres.

Dans la substance blanche des centres, les fibres ont une gaine de myéline, mais les cellules de Schwann sont remplacées par certaines cellules névrogliques, les *oligodendrocytes.*

Les fibres s'unissent en faisceaux qui sont entourés d'une gaine conjonctive, le *périnèvre,* et qui peuvent se grouper en nerfs.

Synapses

Les terminaisons axoniques entrent en relation :

— soit avec d'autres neurones; les jonctions sont des synapses *interneuronales, axosomatiques* (entre l'axone et le soma) ou *axodendritiques* (entre l'axone et les dendrites);

— soit avec des fibres musculaires ou tendineuses, par des synapses *neuromusculaires* ou *neurotendineuses.* Les jonctions sensorineurales entre cellules réceptrices sensorielles et terminaisons dendritiques sont mal connues.

Une synapse interneuronale comporte :

— la région présynaptique, terminaison de l'axone, renflée en un bouton terminal dans lequel, outre les mitochondries, se trouvent de nombreuses vésicules synaptiques de 300 à 600 Å de diamètre ;

— la région postsynaptique, sur le soma d'un neurone ou sur un dendrite.

Ces deux parties sont séparées par un espace d'environ 200 Å, riche en glycoprotéines et occupé par des structures inconstantes, probablement responsables de l'adhérence des deux membranes synaptiques.

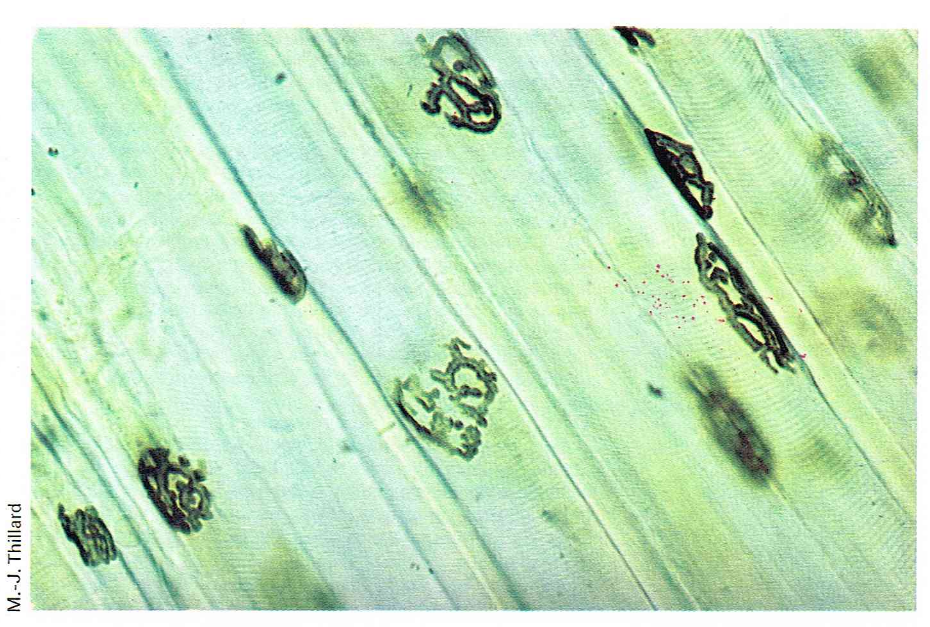
A certains endroits, la membrane postsynaptique est épaissie, et, en regard, des sortes de cônes de substance dense aux électrons sont attachés par leur base à la membrane présynaptique et associés à certaines vésicules synaptiques : ce sont les zones actives.

Les synapses neuromusculaires ont une disposition un peu plus compliquée, car la fibre musculaire reçoit l'ensemble de l'arborisation terminale d'un rameau d'axone ; chez les Mammifères, ces terminaisons sont logées dans des gouttières déprimant la surface de la fibre musculaire, l'ensemble formant la plaque motrice.

Fonctionnement du neurone

La propriété capitale des synapses est qu'elles ne peuvent transmettre l'excitation que dans le sens région présynaptique-région postsynaptique d'un autre neurone ou d'un muscle. Il y a donc une polarisation dynamique des prolongements nerveux, et l'influx est conduit toujours dans le même sens. C'est ainsi que, physiologiquement, se distinguent les deux types de prolongements du neurone : les dendrites reçoivent l'excitation et la répercutent vers le corps du neurone, dans le sens cellulipète, alors que l'axone a une conduction cellulifuge et conduit l'excitation vers une autre cellule.

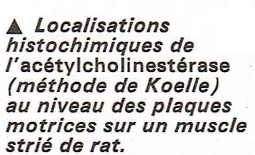
Des expériences consistant à exciter un axone après section montrent que la fibre elle-même est capable de conduire l'influx dans les deux sens ; sa polarisation dynamique tient donc uniquement au sens dans lequel fonctionnent les synapses ; ceux-ci sont ainsi responsables du fonctionnement cohérent du système nerveux.



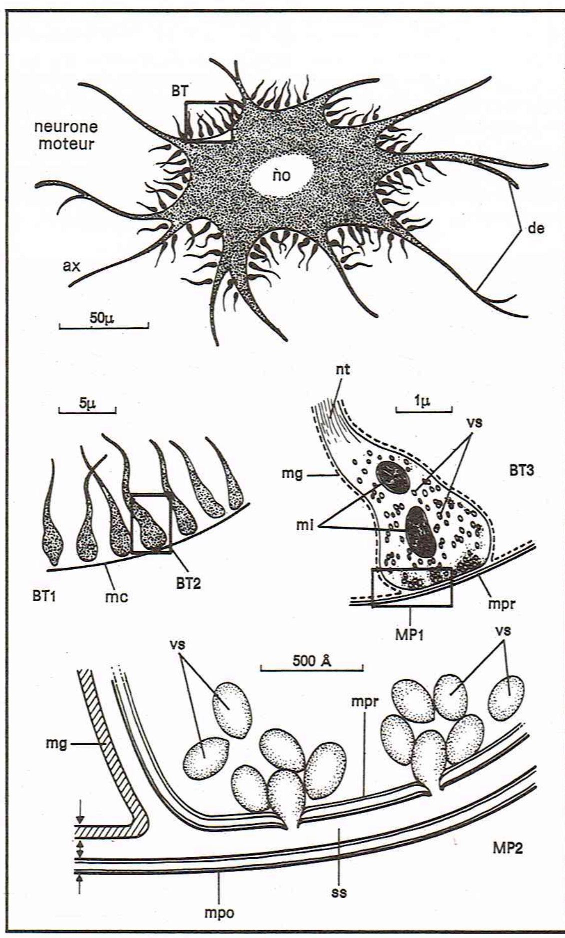
M.-J. Thillard

Formation de l'influx nerveux

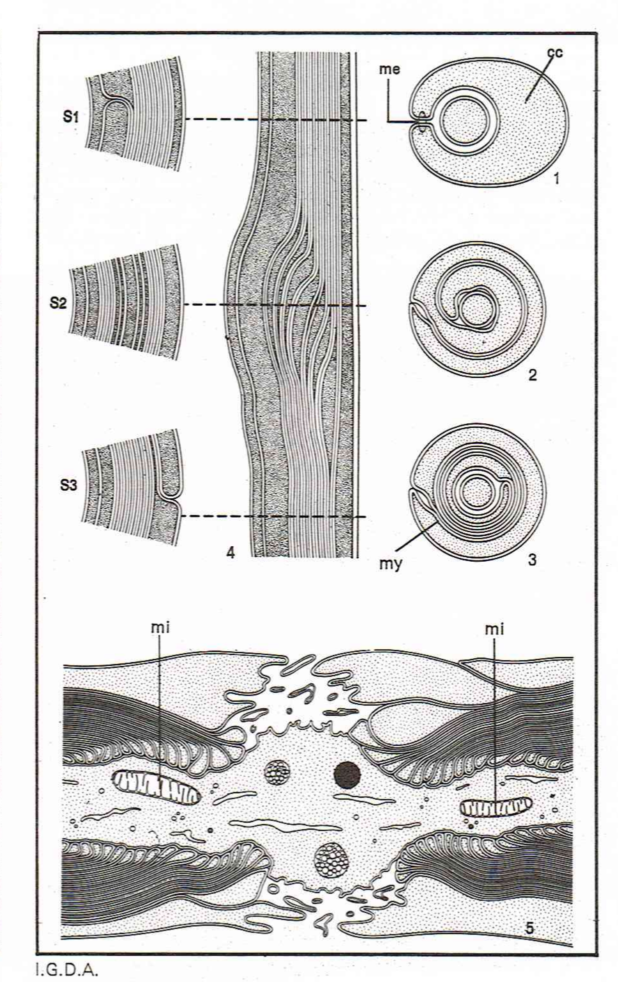
La formation de l'influx nerveux repose sur le fait qu'il existe dans le neurone (comme dans toutes les cellules vivantes) une différence de potentiel entre les faces interne et externe de la membrane plasmique, due aux différences de concentrations ioniques (notamment en ions Na^+ et K^+) entre le cytoplasme et le milieu extracellulaire. Ce *potentiel de membrane,* ou *potentiel de repos,* est négatif, compris entre —60 et —90 millivolts, ce qui signifie que l'intérieur de la cellule est négatif par rapport à l'extérieur. La membrane elle-même, ravitaillée en énergie à partir des organites du cytoplasme du neurone, contrôle la diffusion des ions dont dépend le potentiel.



▲ ***Localisations histochimiques de l'acétylcholinestérase (méthode de Koelle) au niveau des plaques motrices sur un muscle strié de rat.***



I.G.D.A.



I.G.D.A.

◀ ***A gauche, schéma de la jonction synaptique interneuronale ; no, noyau ; ax, axone ; de, dendrites ; de nombreux boutons terminaux (BT) établissent des synapses avec le corps cellulaire ou soma du neurone, et avec ses dendrites ; BT_1, grossissement × 10 de BT (mc, membrane cytoplasmique du neurone) ; BT_3, grossissement d'un bouton terminal (BT_2 × 6) : on observe les mitochondries (mi), les neurotubules (nt) de l'axone, les vésicules synaptiques (vs) qui s'accumulent au niveau de la membrane présynaptique (mpr) et la membrane gliale (mg) : MP_2, grossissement de MP_1 : on observe les vésicules synaptiques (vs) prêtes à s'ouvrir dans l'espace synaptique (ss) et les membranes présynaptique (mpr) et postsynaptique (mpo). A droite : 1, 2, 3, schémas illustrant la formation de la gaine de myéline ; cc, cytoplasme de la cellule de Schwann ; me, mésaxone ; my, myéline ; 4, gaine de myéline au niveau d'une incisure de Schmidt-Lanterman, en coupe longitudinale ; S_1, S_2, S_3, coupes transversales correspondant à différents niveaux ; 5, schéma d'un axone et de ses gaines au niveau d'un étranglement de Ranvier : on observe les prolongements des cellules de Schwann au-dessus de la partie non myélinisée de l'axone ; mi, mitochondries.***

Lorsque la fibre est soumise à une excitation électrique suffisamment intense pour faire tomber le potentiel de membrane au-dessous d'un seuil de l'ordre de —40 à —20 mV, on observe une inversion brutale du potentiel de membrane (ce qui est conforme à la loi du tout ou rien), qui prend alors une valeur positive de +40 mV, puis revient à sa valeur initiale : c'est le *potentiel d'action ;* ce phénomène dure quelques millisecondes.

La variation du potentiel de membrane est due au fait que l'excitation, en dépolarisant la membrane cellulaire, entraîne une augmentation de sa perméabilité aux ions, lesquels peuvent ainsi pénétrer dans la cellule ; leur entrée elle-même, en diminuant le potentiel de membrane, favorise la pénétration de nouveaux ions, d'où l'inversion du potentiel ; le retour à la normale se fait par une sortie massive d'autres ions, et les équilibres ioniques se rétablissent progressivement.

Conduction de l'influx nerveux

Le potentiel d'action qui s'est manifesté en un point donné se propage très rapidement le long de la fibre, à une vitesse de plusieurs dizaines de mètres par seconde ; cette vitesse de propagation, variable, est plus grande chez les animaux à sang chaud et dans les fibres de plus gros diamètre.

Transmission de l'influx nerveux

L'influx nerveux ainsi propagé parvient à l'extrémité de la fibre ; son passage dans une cellule voisine a lieu grâce au mécanisme des synapses, qui a d'abord été étudié au niveau des synapses neuromusculaires, plus accessibles. Il s'avère que la dépolarisation engendrée dans la fibre musculaire par l'arrivée d'un influx dans l'arborisation terminale de l'axone est insuffisante pour déclencher le potentiel d'action musculaire et que, d'autre part, celui-ci n'apparaît qu'après un certain délai. La transmission de l'influx nerveux entre le neurone et la fibre musculaire nécessite donc la mise en jeu d'un *médiateur chimique :* c'est l'*acétylcholine*. Libérée par l'extrémité du neurone, celle-ci dépolarise la membrane postsynaptique au niveau de la plaque motrice, y provoquant un *potentiel de plaque ;* lorsque le potentiel de plaque atteint une certaine valeur, il déclenche le *potentiel d'action musculaire,* qui se propage à toute la fibre musculaire et détermine la contraction. Mais étant donné la rapidité du fonctionnement, le médiateur doit donc très vite être inactivé pour éviter sa diffusion et la tétanisation du muscle qui rendraient toute transmission ultérieure impossible. C'est ici qu'intervient l'*acétylcholinestérase,* enzyme localisée à la face externe de la membrane postsynaptique.

L'acétylcholine est stockée principalement dans les vésicules synaptiques ; les mesures électrophysiologiques ont montré qu'elle était libérée de façon quantique. Il est donc logique de penser que chaque vésicule correspond à un quantum d'acétylcholine, mais le mécanisme de la libération de celle-ci n'est pas définitivement établi ; elle doit avoir lieu au niveau des zones actives de la membrane présynaptique.

L'acétylcholine n'est pas le seul médiateur de transmission de l'influx. La *noradrénaline* est connue dans le système nerveux autonome sympathique ; son rôle est antagoniste de celui de l'acétylcholine, mais son mode d'inactivation est différent, une grande partie des molécules inemployées étant capturée et stockée dans les fibres adrénergiques. Elle entre aussi très probablement en jeu dans certaines synapses du système nerveux central, avec un certain nombre d'autres substances actuellement à l'étude.

Dans le système nerveux central, le monde des synapses interneuronales est extrêmement divers et complexe. En effet, la dépolarisation de la membrane est faible et la stimulation d'un neurone ne peut être obtenue que par le jeu simultané d'un nombre suffisant de synapses pour obtenir une dépolarisation supérieure au seuil d'excitation ; or, dans ce jeu, interviennent à la fois les effets excitateurs et inhibiteurs que reçoit le neurone, lancés par deux types de synapses, excitatrices et inhibitrices, qu'on ne sait actuellement pas distinguer les unes des autres. Excitation et inhibition sont liées aux propriétés spéciales de perméabilité de certaines régions de la membrane du neurone ; la nature des médiateurs pourrait être très variée.

Le mécanisme d'inhibition a été bien étudié pour les muscles antagonistes (par exemple, le biceps et le triceps) : la contraction d'un muscle entraînant automatiquement l'inhibition de l'autre. Il y a stimulation d'un récepteur de tension dans le muscle qui se contracte ; cela entraîne l'excitation d'un neurone inhibiteur, qui bloque un neurone moteur du muscle antagoniste par hyperpolarisation de sa membrane postsynaptique.

Structure générale du système nerveux

Si les neurones constituent des unités structurales et fonctionnelles, ils sont cependant intégrés au sein d'un système organisé, fondé sur des structures anatomiques. Les corps cellulaires sont groupés dans des centres nerveux hiérarchisés ; leurs prolongements peuvent soit rester dans ces centres et se grouper en faisceaux, soit sortir des centres et se grouper en nerfs conducteurs.

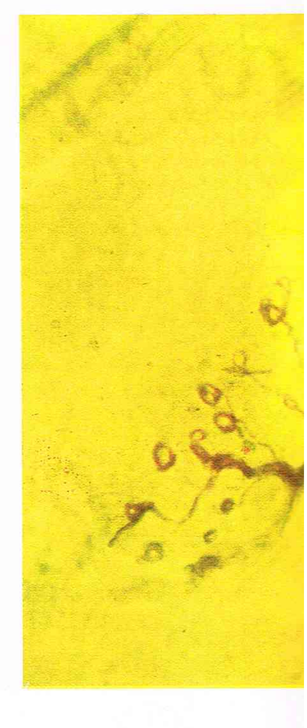
L'organisation anatomique et fonctionnelle du système nerveux comporte des *récepteurs,* des *centres* (névraxe et ganglions), des *conducteurs* et des *effecteurs*. Elle se répartit en deux ensembles complémentaires : le *système cérébro-spinal,* chargé des fonctions de relation avec le monde extérieur, et le *système autonome,* qui régit la vie végétative.

RÉCEPTEURS
- Terminaisons dendritiques libres ou encapsulées
- Cellules sensorielles isolées ou groupées en organes des sens

CENTRES
* Développés à partir du tube neural embryonnaire = névraxe
  - Moelle épinière
  - Encéphale
    - Myélencéphale, Métencéphale } Rhombencéphale
    - Mésencéphale
    - Diencéphale
    - Télencéphale
* Développés à partir de cellules des crêtes neurales et de placodes ectodermiques
  - Ganglions spinaux
  - Ganglions crâniens
  - Ganglions autonomes

CONDUCTEURS
- Nerfs spinaux
- Nerfs crâniens
- Fibres autonomes

EFFECTEURS
- Muscles striés ou lisses, Tissus glandulaires } innervés par des terminaisons axoniques



▶ *A gauche, tableau de l'organisation anatomique et fonctionnelle du système nerveux. A droite, les terminaisons nerveuses périphériques motrices sont arborisées et se différencient souvent en boutons terminaux ; une fibre musculaire striée reçoit l'ensemble de l'arborisation d'un rameau et la zone de jonction constitue une plaque motrice (ici de Sélacien).*

Le névraxe est entouré par les méninges, qui le nourrissent. On distingue une ectoméninge, la *dure-mère,* contre la face profonde du crâne ou du canal rachidien, et une endoméninge, contre le névraxe, subdivisée chez les Mammifères en *pie-mère,* adhérant au système nerveux, et *arachnoïde,* réseau irrégulier conjonctif et vasculaire. Le névraxe est creusé de cavités qui communiquent : les ventricules cérébraux et le canal épendymaire de la moelle, emplis de liquide céphalo-rachidien.

Organisation des centres

Examinons d'abord la disposition primitive dans le tube neural embryonnaire, constitué autour du canal neural par deux parois épaisses, un plancher mince et un toit résultant de la soudure des deux bourrelets de la gouttière nerveuse; les parois sont subdivisées en deux moitiés par un sillon longitudinal, ou *sillon limitant.*

Les cellules nerveuses se groupent en colonnes vers le centre, formant la *substance grise;* les axones se rassemblent en faisceaux, vers l'extérieur, formant la *substance blanche* (sauf les voies courtes qui connectent entre elles les cellules ou les groupes de cellules). Les groupements de cellules forment des associations fonctionnelles. Dans la moitié ventrale par rapport au sillon, ou *lame basale,* les cellules sont motrices; on y trouve, en particulier, les centres primaires groupant les corps des motoneurones. Dans la moitié dorsale ou *lame alaire,* les cellules ont une destinée sensorielle, mais le névraxe ne contient que des centres d'association, les cellules des neurones sensitifs primaires étant rassemblées dans des ganglions extérieurs au névraxe.

Ces éléments se répartissent dans les différents étages du névraxe de la façon suivante :

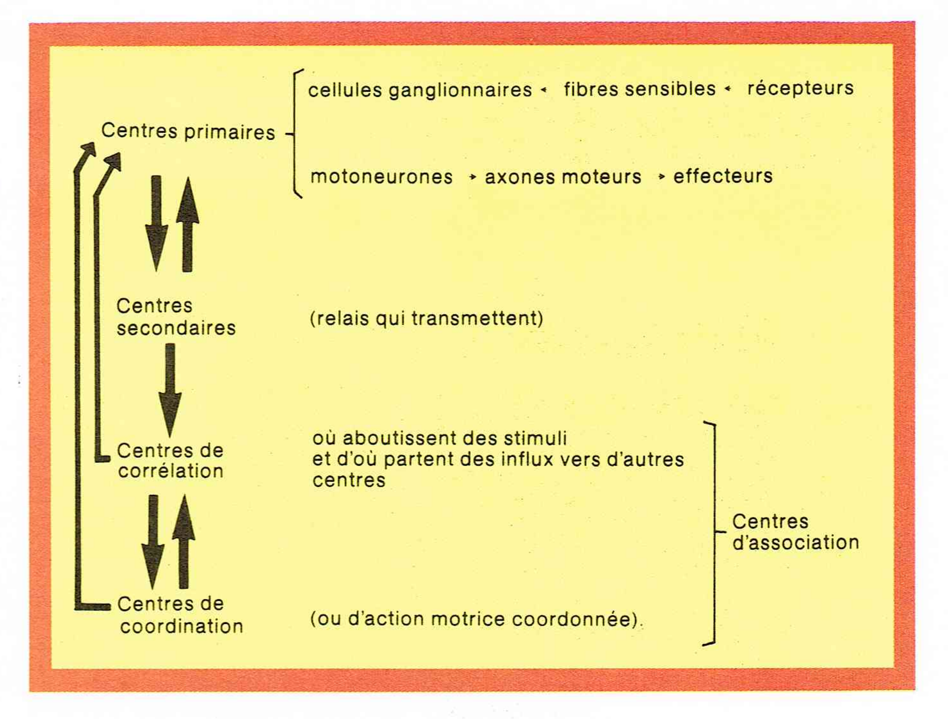
— Dans la *moelle épinière,* les cellules des lames alaires et basales de la substance grise conservent à peu près l'arrangement primitif dorso-ventral, mais forment des colonnes discontinues, dans lesquelles on peut distinguer des centres primaires et des centres d'association affectés à des fonctions déterminées. Les faisceaux associatifs sont longitudinaux, formant les cordons de la substance blanche.

— Dans le *tronc cérébral* (l'ensemble du cerveau moins le cervelet et les hémisphères cérébraux), le toit et le plancher sont plus ou moins épaissis, chacune des lames prenant un développement variable; les faisceaux se disposent dans toutes les directions et coupent la substance grise en une quantité de centres (groupements assez importants) ou de noyaux (groupements plus restreints de cellules), origines des nerfs crâniens moteurs et surtout noyaux d'association. Au niveau du rhombencéphale, la disposition des lames est encore nette; dans le mésencéphale les deux lames sont bien développées, tandis que dans le diencéphale les dérivés alaires sont plus importants que ceux des lames basales.

— Les *hémisphères cérébraux,* qui constituent la majeure partie du télencéphale, ainsi que le *cervelet* se développent à partir des lames alaires seules. Le cortex, couche de substance grise externe, peut être considéré comme surajouté; il ne présente pas un développement en stricte continuité avec celui des lames; les faisceaux de fibres formant la substance blanche unissent ses centres aux centres sous-jacents.

Dans la substance grise, on peut établir une hiérarchie des centres et les ordonner selon leurs fonctions :

▼ ***Tableau de la* hiérarchie des centres.**



M.-J. Thillard

Les faisceaux de fibres sont fonctionnellement de trois types : *ascendants,* ils conduisent l'influx vers les centres supérieurs; *descendants,* ils le transmettent des centres supérieurs vers les centres symétriques primaires d'origine; *transversaux,* ils unissent deux centres; si les deux centres (d'origine et terminal) sont différents, le faisceau accomplit une décussation.

Les faisceaux de fibres en dehors du système nerveux central s'unissent en *nerfs,* le plus souvent mixtes, groupant des fibres motrices et des fibres sensibles.

Composants fonctionnels

La notion de composants fonctionnels est fondamentale pour la compréhension de l'organisation du système nerveux; elle désigne un ensemble d'éléments nerveux affectés à une fonction.

Il faut distinguer :

— les composants sensoriels : récepteur - fibres afférentes - centres conducteurs;

— les composants moteurs : centre - fibres efférentes - effecteur;

et pour chacun d'eux considérer :

— les systèmes somatiques contrôlant les organes qui permettent de connaître le milieu extérieur;

— les systèmes viscéraux, contrôlant l'activité des viscères et des dérivés viscéraux.

Il y a donc quatre types de composants fonctionnels : somato-efférents, viscéro-efférents, somato-sensibles, viscéro-sensibles.

Au point de vue de la qualité de la sensibilité, on distingue une *sensibilité protopathique,* diffuse, sans appréciation de la nature de l'excitant, et une *sensibilité épicritique,* consciente.

Du point de vue de l'origine de la sensibilité, on distingue les *sensibilités extéroceptive,* concernant les sensations recueillies au niveau de la peau, *intéroceptive,* provenant des viscères, et *proprioceptive* pour les muscles et tendons.

Dans les centres, les noyaux gris représentent des associations fonctionnelles, sensibles ou motrices. Les nerfs

périphériques, le plus souvent mixtes, groupent des fibres sensibles et motrices appartenant à des composants différents; d'autre part, des fibres affectées à une même fonction peuvent se répartir sur plusieurs nerfs.

Récepteurs

Les récepteurs sensoriels sont chargés d'enregistrer à chaque instant les conditions variables des milieux extérieur ou intérieur. Ils sont capables de répondre à divers stimuli en établissant des influx qui sont transmis par les fibres nerveuses au système nerveux central, où ils sont interprétés comme sensation.

Les récepteurs sont soit des terminaisons de fibres nerveuses, libres ou encapsulées, soit des cellules sensorielles de différents types, accompagnées de cellules de soutien, groupées dans des organes plus ou moins complexes, les organes des sens; les cellules réceptrices sensorielles sont généralement *secondaires,* c'est-à-dire des cellules épithéliales différenciées autour desquelles s'arborisent les terminaisons dendritiques d'un neurone ganglionnaire, sauf dans le cas des cellules olfactives et des cellules visuelles.

Suivant la nature des stimuli que sont capables de percevoir les cellules sensorielles, on distingue différents types de récepteurs : les *mécanorécepteurs,* sensibles à la pression ou aux vibrations de l'air; les *chimiorécepteurs,* sensibles à des substances dissoutes; les *photorécepteurs,* qui transforment la lumière en énergie chimique; les *thermorécepteurs,* sensibles à des variations de température.

Quelle que soit la nature du stimulus, les récepteurs ont la propriété de convertir la forme d'énergie à laquelle ils sont sensibles en énergie électrique déclenchant l'influx nerveux.

Sensibilité viscérale

Sensibilité viscérale générale

Cette sensibilité, intéroceptive, est très mal connue. Les récepteurs ainsi que les voies afférentes pourraient être associés au système nerveux autonome. Ces récepteurs seraient le plus souvent des terminaisons libres (dans les glandes, elles ne peuvent pas se différencier des terminaisons motrices), mais il existe, notamment dans le mésentère, des terminaisons encapsulées.

Sensibilité spéciale gustative

Les sensations gustatives sont recueillies par des *bourgeons du goût.* Ce sont des organes en forme de bulbes d'oignons, enclavés dans un épithélium; dispersés chez les Poissons dans la muqueuse pharyngienne, les barbillons et, parfois, tout le long du corps, ils sont concentrés en papilles gustatives sur la langue chez les Mammifères. Chaque bourgeon gustatif comporte des cellules sensorielles, chimioréceptrices, entourées par des cellules de soutien; les cellules gustatives se terminent par un cil qui se projette dans une petite fossette de l'épithélium s'ouvrant à l'extérieur par un pore très fin.

Les cellules gustatives sont stimulées par un certain nombre de corps solubles dans l'eau venant au contact de la langue et assurent leur discrimination; celle-ci est limitée à quatre modalités qualitatives : sucré, salé, acide, amer.

Sensibilité somatique générale

Récepteurs cutanés

Ils recueillent au niveau de la peau les sensations tactiles, thermiques et douloureuses (sensibilité extéroceptive) et sont de différents types.

Les *récepteurs tactiles,* activés par la déformation mécanique de la peau, sont soit des terminaisons libres, parfois nombreuses (par exemple, dans la cornée), soit des terminaisons annexées aux poils (chez les Mammifères), soit encore des terminaisons encapsulées, enveloppées de lames conjonctives, les corpuscules tactiles.

Les corpuscules de Meissner sont nombreux dans les régions où la sensibilité tactile est forte, en particulier dans les papilles dermiques des doigts; les corpuscules de Pacini, volumineux, sont situés dans les couches profondes de la peau plantaire (mains et pieds) : la terminaison nerveuse s'épanouit au milieu de noyaux d'origine névroglique, disposés en une massue centrale entourée de plusieurs couches fibreuses, concentriques, superposées formant une coque périphérique; des corpuscules de même structure existent dans la peau du bec des Oiseaux aquatiques et dans la langue du pic, et jouent un rôle dans la recherche de la nourriture.

Les *récepteurs thermiques* sont de deux ordres : les uns sont sensibles au froid, les autres au chaud; ce sont souvent des terminaisons libres; ainsi, on distingue dans la paume de la main des points de chaud et des points de froid, ces derniers étant beaucoup plus nombreux; les corpuscules de Krause, terminaisons encapsulées, sont considérés comme des récepteurs sensibles au froid parce qu'on les trouve au niveau des points de froid.

Certains serpents, comme le crotale, ou serpent à sonnette, ont de chaque côté du museau une fossette faciale constituée de deux chambres séparées par une mince membrane dans laquelle s'épanouissent des fibres nerveuses (provenant du trijumeau); ces fossettes sont considérées comme des organes thermosensibles permettant au serpent de détecter l'approche d'un Mammifère ou d'un Oiseau par l'appréciation d'une très légère différence de température.

La sensibilité douloureuse cutanée n'est pas excitée par des stimuli spécifiques; des stimuli de natures très différentes sont capables de provoquer une douleur s'ils sont suffisamment intenses; la douleur peut cependant être indépendante des autres formes de sensibilité.

Propriorécepteurs

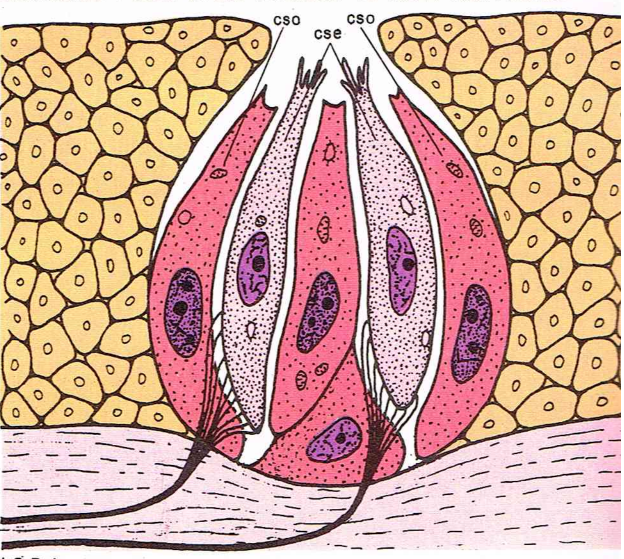
Ils sont chargés de recueillir les sensations au niveau des muscles, des tendons et des articulations.

Dans les muscles, les terminaisons, nombreuses, sont simples ou complexes. Certaines forment des spirales autour de la fibre, par exemple dans les muscles oculaires; d'autres, situées principalement près de la jonction des muscles avec les tendons, forment avec quelques fibres musculaires une structure complexe, le fuseau *neuromusculaire :* celui-ci est constitué de fibres musculaires

▼ *A gauche,* corpuscule de Pacini *dans un pancréas de chat : on distingue une terminaison nerveuse dendritique entourée d'une massue centrale névroglique et des lamelles fibreuses concentriques formant une coque périphérique. A droite, représentation schématique d'un* bourgeon du goût : *cse, cellules sensorielles; cso, cellules de soutien.*



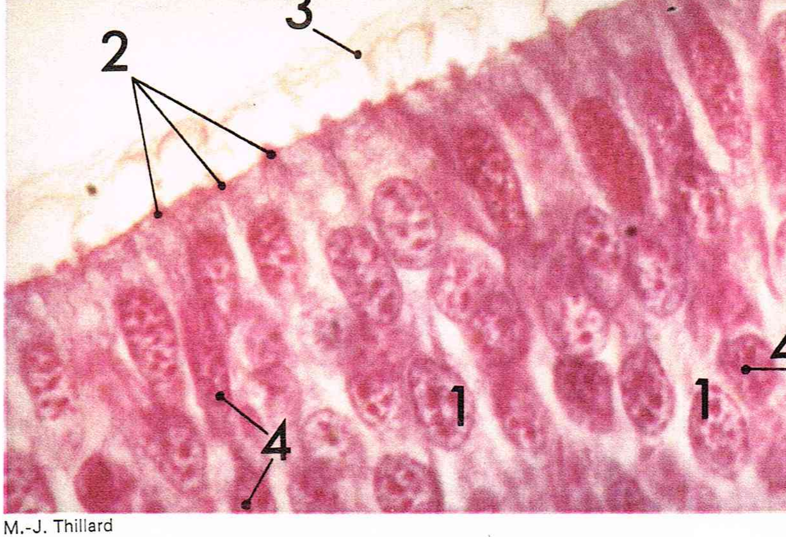
M.-J. Thillard



I.G.D.A.



M.-J. Thillard



M.-J. Thillard

▲ *A gauche,* **corpuscule de Meissner** *dans la peau de l'extrémité d'un doigt humain. Ces corpuscules sont situés dans les papilles dermiques juste sous l'épiderme ; une terminaison nerveuse dendritique spiralée s'insinue entre des cellules névrogliques aplaties entourées d'une capsule conjonctive. A droite, structure histologique de* **l'épithélium olfactif** *dans la cavité nasale d'un Amphibien : on observe des cellules olfactives (1), cellules sensorielles bipolaires munies de prolongements apicaux qui se terminent en surface par des vésicules olfactives (2) et des cils englués dans un mucus (3) ; entre elles, des cellules de soutien (4).*

modifiées, perdant leur striation et munies de nombreux noyaux, entourées de terminaisons nerveuses annulaires spiralées ou en inflorescence ; leur excitation déclenche une activité réflexe ; d'autres fibres, très fines, ont pour rôle de réguler la sensibilité du fuseau.

Dans les tendons, existent des terminaisons simples, arborescentes, qui donnent probablement naissance aux sensations douloureuses, et des terminaisons complexes, près de la jonction avec les muscles, les *fuseaux neuro-tendineux,* qui ressemblent aux fuseaux neuromusculaires ; en réponse à une augmentation de la tension, leur activité exerce un effet inhibiteur sur les neurones moteurs du même muscle.

Les terminaisons sensibles dans les muscles et les tendons participent à l'activité posturale par répartition du tonus dans la musculature.

Dans les articulations, se trouvent aussi des terminaisons libres et des récepteurs encapsulés.

Le fonctionnement des mécano-récepteurs, tels que les fuseaux neuromusculaires et les corpuscules tactiles, qui transforment un stimulus mécanique, tension ou pression, en courant électrique, a été bien étudié, en particulier sur les corpuscules de Pacini, que l'on peut facilement isoler du mésentère (ils mesurent plusieurs millimètres d'épaisseur).

Si l'on envoie, à l'aide d'un cristal piézo-électrique, un stimulus mécanique mesurable sur un corpuscule de Pacini, entier ou débarrassé de sa coque fibreuse, la réponse est la même ; on peut en déduire que c'est bien la terminaison nerveuse elle-même qui est l'élément de transduction, c'est-à-dire capable de transformer la stimulation mécanique (la pression) en courant électrique. Cette terminaison nerveuse sensible, non myélinisée, fonctionne comme les autres tissus excitables, nerfs et muscles. En effet, au repos, il y a un potentiel de membrane négatif dû à une inégale concentration en ions des deux côtés de la membrane. La déformation de cette membrane terminale sous l'effet d'une pression produit une diminution de sa résistance, qui permet le passage des ions et, par conséquent, un renversement du potentiel de repos produisant un courant générateur ; celui-ci excite la fibre nerveuse et y déclenche un influx nerveux à partir de l'endroit où elle s'entoure de myéline (c'est-à-dire encore à l'intérieur des corpuscules). Un accroissement de la pression provoque une augmentation de l'intensité du courant générateur, probablement par l'addition des courants produits à différents endroits de déformation. Cette augmentation de l'*intensité* du courant générateur se traduit par l'augmentation de la *fréquence* des influx nerveux propagés le long de la fibre. D'autre part, plus le stimulus est important, plus le nombre de récepteurs excités est grand ; ces récepteurs étant généralement groupés et les fibres possédant plusieurs terminaisons, un fort stimulus peut accroître considérablement la fréquence de l'influx transmis aux centres nerveux.

Sensibilité somatique spéciale

Organe olfactif

Les cellules réceptrices sont des cellules nerveuses bipolaires logées au sein d'un neuro-épithélium qui tapisse partiellement les cavités nasales. La portion olfactive ne représente en effet chez les Vertébrés supérieurs à respiration aérienne qu'une petite région au plafond postérieur des fosses nasales, recouvertes par ailleurs d'épithélium respiratoire.

Les cellules sensorielles ont un prolongement apical de nature dendritique qui atteint la surface de l'épithélium et se termine par une vésicule. Celle-ci est munie de longs cils dont l'ultrastructure est atypique et qui, englués dans du mucus, forment un feutrage dense. Les axones qui partent de la base des cellules constituent les fibres amyéliniques du nerf olfactif ; elles atteignent directement le bulbe olfactif. Les cellules sensorielles olfactives sont donc d'un type primaire.

Les cellules de soutien, allongées, présentent des caractères sécrétoires. A la base de l'épithélium, se situent des cellules basales, en continuité avec les cellules schwanniennes des fibres olfactives, et des glandes muqueuses dont le conduit atteint la surface ; leur produit de sécrétion recouvre l'épithélium d'une couche semi-liquide qui englue les cils.

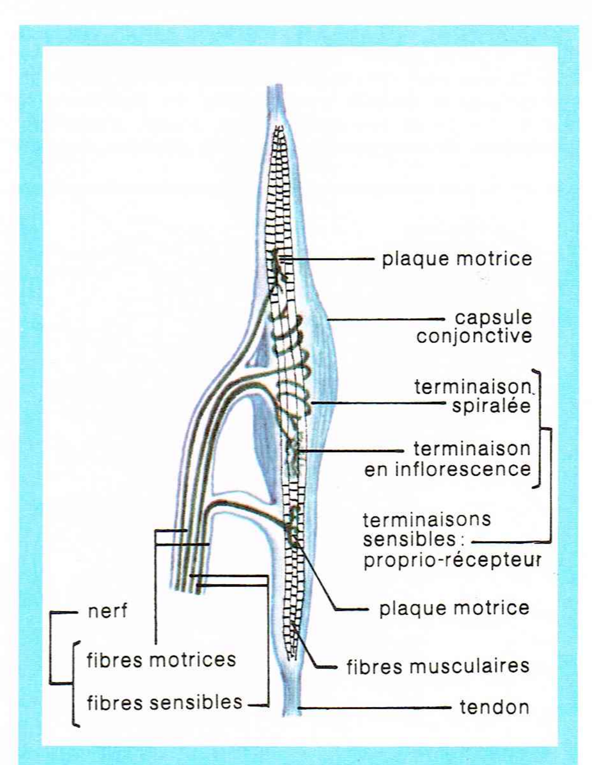
L'olfaction est une sensibilité moléculaire permettant l'identification de molécules dites odorantes qui stimulent les cellules olfactives. Elle est à même de compléter les sensations gustatives.

Organe stato-acoustique : l'oreille

L'oreille est un ensemble complexe intéressant par son évolution chez les Vertébrés ; son fonctionnement pose encore de nombreux problèmes.

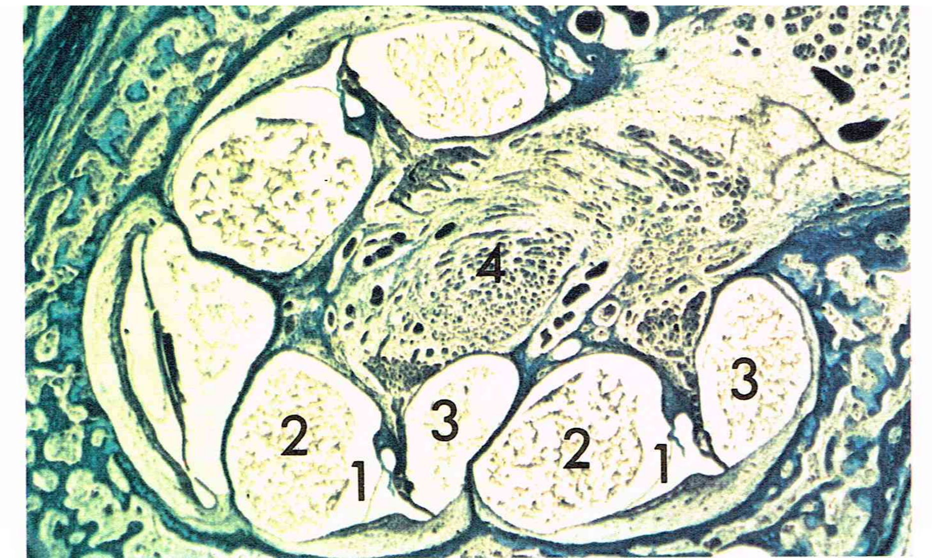
L'oreille interne est constituée de sacs et de canaux membraneux remplis d'un fluide visqueux, l'endolymphe, et protégée par la capsule otique, osseuse ; l'espace entre les parois osseuses et les parois membraneuses, en partie cloisonné par des travées fibreuses, contient un liquide de composition différente, la périlymphe.

L'oreille interne renferme des récepteurs sensibles aux vibrations, groupés en dispositifs complexes responsables de l'équilibration et de l'audition. Elle comporte donc une portion statique, ou vestibulaire, de structure constante chez tous les Vertébrés, et une portion acoustique, sensible aux vibrations de fréquence élevée, qui n'apparaît réellement que chez les Tétrapodes, en relation avec

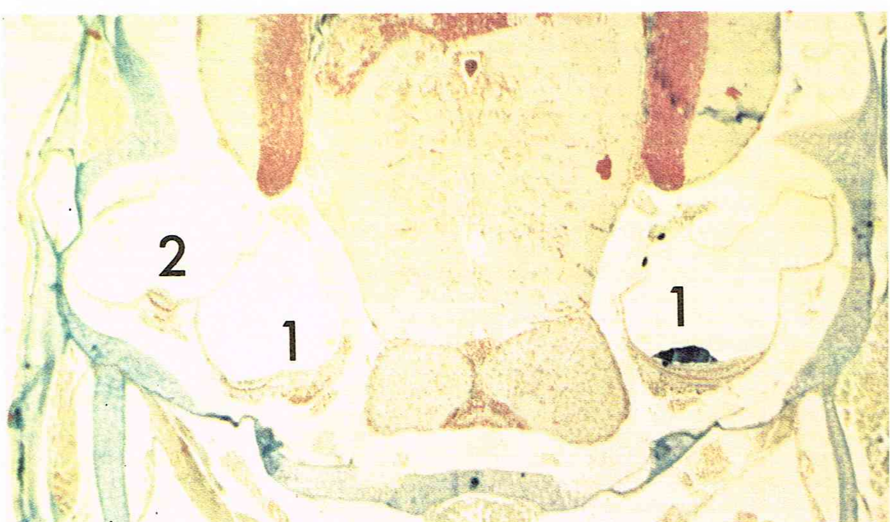


Richard Colin

◀ *Représentation schématique d'un* **fuseau neuromusculaire.**



M.-J. Thillard



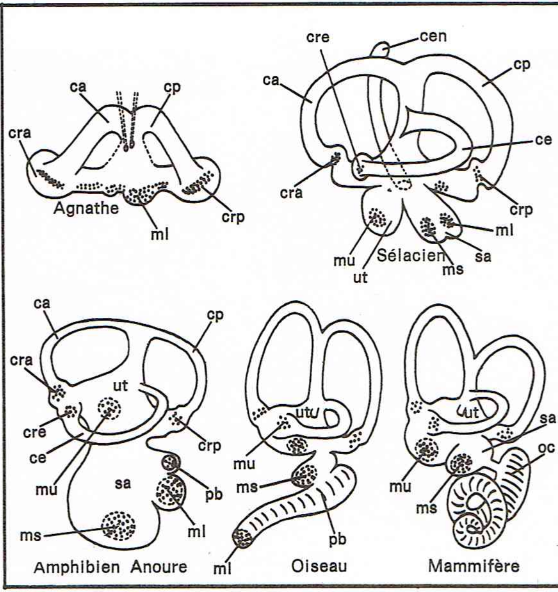
M.-J. Thillard

▲ *En haut, coupe longitudinale de la cochlée d'un jeune chat montrant l'enroulement en spirale du canal cochléaire (1) et de ses rampes périlymphatiques vestibulaire (2) et tympanique (3) autour de la columelle (4) qui contient le nerf acoustique. En bas, coupe transversale de la tête d'un Poisson Téléostéen au niveau otique; on observe la situation et la structure de l'utricule (1) avec sa macule et son otolithe, et le départ d'un canal semi-circulaire (2) avec sa crête sensorielle.*

▶ *Structure de l'oreille interne de divers Vertébrés : cra, crête du canal semi-circulaire antérieur; ca, canal semi-circulaire antérieur; cp, canal semi-circulaire postérieur, crp, crête du canal semi-circulaire postérieur; ml, macule de la lagena; cen, canal endolymphatique; ce, canal semi-circulaire horizontal externe; cre, crête du canal semi-circulaire horizontal; mu, macule de l'utricule; ut, utricule; sa, saccule; ms, macule du saccule; pb, papille basilaire; oc, organe de Corti.*

l'habitat terrestre (bien que les Poissons semblent avoir une assez bonne audition). Cette dernière portion se développe chez les Amniotes et présente un maximum de complication chez les Mammifères. Le perfectionnement de l'oreille interne s'accompagne du développement de l'oreille moyenne : columelle tympanique des Tétrapodes non mammaliens, chaîne de trois osselets des Mammifères, chargés de transmettre les vibrations à travers la cavité tympanique.

— La *portion statique* est constituée par un vestibule divisé en deux parties : l'utricule dorsal, d'où partent les trois canaux semi-circulaires (dans trois plans perpendiculaires), et le saccule, ventral, avec un diverticule, la lagena. Un canal endolymphatique, chargé d'équilibrer la pression de l'endolymphe, part à la jonction saccule-utricule. L'utricule, le saccule et la lagena possèdent chacun une plage sensorielle, la macule, qui comporte des cellules ciliées sensibles et des cellules de soutien. Les macules sont surmontées de fins granules calcaires, inclus dans une gelée mucopolysaccharidique (chez les Téléostéens, les granules sont remplacés par une volumineuse concrétion, l'otolithe). Une des extrémités de chaque canal semi-circulaire est renflée en ampoule qui renferme une crête sensorielle coiffée d'une capsule mucogélatineuse. Ces différentes structures sensorielles mécanoréceptrices sont des dispositifs d'équilibration et de stabilisation; elles sont innervées par la branche vestibulaire du nerf VIII.



I.G.D.A.

— La *portion acoustique* est un diverticule du saccule :

● Chez les *Amphibiens,* apparaît un récessus basilaire proche de la lagena (ou évagination de celle-ci), porteur d'une papille acoustique basilaire. Les papilles sensorielles acoustiques sont caractérisées par leur situation et leur structure : elles sont au contact d'une région périlymphatique où le cloisonnement fibreux habituel a complètement disparu, disposition qui facilite la transmission des pressions exercées par les ondes sonores dans la périlymphe; à ce niveau, la paroi du labyrinthe membraneux est amincie; les plages sensorielles sont recouvertes par une membrane tectrice qui s'insère sur des cellules voisines et vient s'appuyer sur les cils des cellules sensorielles, elles-mêmes supportées par des cellules de soutien. Les Amphibiens possèdent, en plus de la papille basilaire, une papille spéciale, dite *papille amphibienne,* logée dans un récessus amphibien du saccule. Les deux papilles sont surmontées d'une structure tectoriale complexe, à laquelle s'ajoute une membrane annexe souple. Ces deux récepteurs atteindraient leur maximum de sensibilité à des fréquences différentes : basses fréquences pour la papille amphibienne, fréquences plus hautes pour la basilaire.

● Chez les *Reptiles* et les *Oiseaux,* les récessus lagénaire et basilaire s'unissent et s'allongent en un canal cochléaire rectiligne. La papille basilaire s'allonge également et devient un organe de Corti, tandis que la macule lagénaire est refoulée tout au fond de la cochlée.

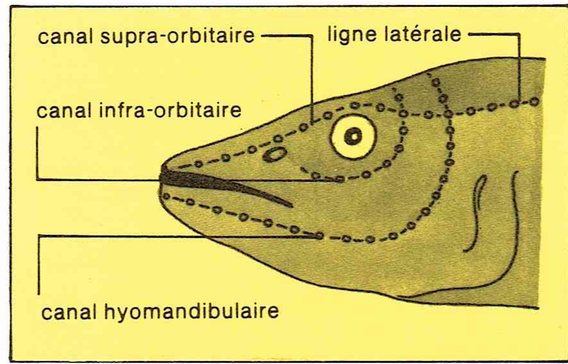
● Chez les *Mammifères,* le canal cochléaire ainsi que son enveloppe osseuse s'enroulent en spirale, formant la cochlée, ou limaçon; la papille sensorielle devient l'organe de Corti, perfectionné et enroulé en spirale comme la cochlée, tandis que la macule lagénaire disparaît. La columelle, axe autour duquel s'enroule la cochlée, contient la branche cochléaire acoustique du nerf VIII ainsi que le ganglion spiral de Corti, engagé dans la lame spirale émanée de la columelle et qui divise partiellement la cochlée dans toute sa longueur. Les espaces périlymphatiques suivent le mouvement et deviennent la rampe vestibulaire et la rampe tympanique, qui communiquent au sommet de la cochlée.

La rampe vestibulaire commence à la fenêtre ovale, de l'autre côté de laquelle s'appuie l'étrier; la rampe tympanique se termine à la fenêtre ronde; ces fenêtres, percées dans la capsule otique et fermées par des membranes, sont situées entre la cavité tympanique de l'oreille moyenne et l'oreille interne.

La coupe transversale d'un tour de spire du limaçon montre un canal central à peu près triangulaire, le canal cochléaire, inséré comme un coin entre la rampe vestibulaire, dont il est séparé par la membrane de Reissner, et la rampe tympanique, dont il est séparé par la membrane basilaire qui fait suite à la lame spirale. Dans l'angle interne du canal cochléaire, bombe le limbe spiral (conjonctif périostique de la lame spirale).

Différentes structures épithéliales tapissent le canal cochléaire. La structure fondamentale est l'*organe de Corti,* qui comporte des cellules très spécialisées : les cellules sensorielles ciliées, responsables de l'audition, sont disposées en trois ou quatre rangées externes et une rangée interne, séparées par les piliers de Corti encadrant le tunnel de Corti. Elles sont supportées par l'apex de cellules de soutien qui reposent, comme les piliers de Corti, sur la *membrane basilaire.* Les cellules sensorielles sont recouvertes par la *membrane tectoriale,* sécrétée par les cellules de la surface du limbe spiral et composée principalement d'une protéine ressemblant à la kératine; l'extrémité des cils s'inclut dans la membrane.

Le fonctionnement de l'oreille chez les Mammifères est extraordinairement complexe.



Richard Colin

▲ *Topographie du* **système latéral céphalique** *chez un* ***Poisson Téléostéen (brochet).***

L'oreille externe n'est pas indispensable à l'audition; son rôle est de protéger l'oreille moyenne et de permettre une meilleure localisation des sons. Dans l'oreille moyenne, les vibrations imprimées à la membrane tympanique par l'arrivée des ondes entraînent le déplacement de l'air remplissant la caisse du tympan et celui des osselets : marteau appuyé sur le tympan, enclume, étrier appliqués sur la membrane élastique qui ferme la fenêtre ovale.

Le rôle des osselets est primordial. L'étrier transmet les vibrations à la périlymphe de la rampe vestibulaire qui repousse le canal cochléaire dans la rampe tympanique déformant la membrane basilaire; la périlymphe tympanique, refoulée à son tour, fait incurver la paroi élastique de la fenêtre ronde dans la cavité de l'oreille moyenne; un déplacement en sens inverse se produit pendant la phase suivante de l'onde sonore.

Le fonctionnement des cellules réceptrices de l'organe de Corti dépend dans une large mesure des propriétés de la membrane basilaire, qui constitue leur véritable stimulus.

L'oreille apprécie l'intensité des vibrations sonores, mais aussi leur fréquence, ou hauteur du son (mouvement vibratoire de 16 à 20 000 cycles par seconde).

La perception de l'intensité du son est due à l'amplitude et à la fréquence des déplacements de la membrane basilaire; c'est de celles-ci que dépendent le nombre de fibres nerveuses activées au niveau des cellules ciliées et, comme pour les autres mécanorécepteurs, la fréquence des influx nerveux propagés le long de chaque fibre. La capacité d'appréciation de la hauteur du son est due à la localisation des déplacements de la membrane basilaire. En effet, les sons de très basse fréquence (jusqu'à 60 cycles/seconde) la mettent en mouvement dans son ensemble; par contre, aux fréquences plus élevées, la membrane basilaire vibre inégalement au long de sa surface spiralée; chaque ton produit un mouvement d'amplitude maximale en une étroite zone transversale différente, zone d'autant plus proche de l'étrier que la fréquence est plus grande. Les influx produits par ce mouvement naissent ainsi dans des régions de la membrane qui varient suivant la fréquence des sons.

Le mécanisme par lequel l'énergie mécanique (le stimulus) est transformée en énergie électrique, ou phénomène de transduction, encore mal connu, serait dû au changement d'inclinaison des cils des cellules sensorielles. La complexité de structure de l'oreille interne ne facilite pas la solution du problème.

Système latéral

C'est un système sensoriel spécial, propre aux Poissons et aux larves d'Amphibiens, qui remplit une fonction de renseignement comparable à celle de l'audition chez les Tétrapodes; les centres récepteurs sont d'ailleurs situés dans la même zone, acoustico-latérale, du rhombencéphale. Il permet aux Poissons d'apprécier des variations de pression ou des changements dans le sens du courant de l'eau, leur indiquant la présence de corps en mouvement. Les récepteurs, ou *neuromastes,* sont des mécanorécepteurs comportant des cellules ciliées et des cellules de soutien et sont généralement groupés dans des canaux épidermiques répartis suivant un réseau caractéristique : système latéral céphalique et ligne latérale.

La structure des cellules sensorielles est comparable à celle des cellules ciliées vestibulaires, qui possèdent en plus des stéréocils un cil véritable. La courbure des stéréocils vers ce dernier provoque une dépolarisation de la cellule, alors que la courbure dans le sens opposé est suivie d'hyperpolarisation.

L'innervation des canaux du système latéral se fait par des fibres cheminant avec des rameaux du nerf VII et du nerf X.

Organe de la vision : l'œil

La structure de l'œil et celle de la rétine sont très constantes chez les Vertébrés. La particularité de l'organe de la vision réside dans le fait que la rétine représente un centre nerveux, diverticule invaginé du diencéphale, dont l'origine explique la double couche : rétine pigmentaire externe (qui reste simple), rétine optique interne, dans laquelle les cellules se sont multipliées et différenciées; elle est construite suivant un type inversé puisque le stimulus (rayon lumineux) traverse des cellules conductrices avant d'atteindre les récepteurs.

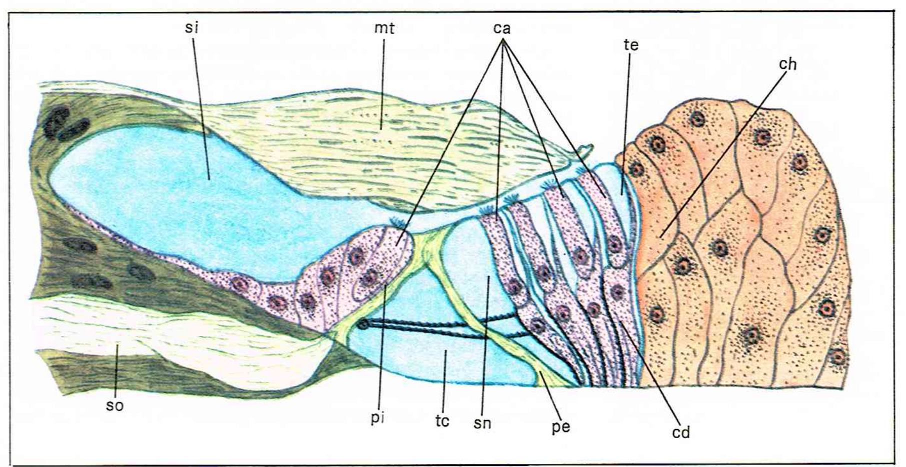
La structure des photorécepteurs, ou cellules visuelles, cônes et bâtonnets (cellules nerveuses très différenciées), est maintenant bien connue grâce au microscope électronique. On y distingue :

— un *segment externe,* ou *segment photorécepteur,* formé d'un empilement de disques constitués par des replis de la membrane plasmique; dans les bâtonnets, les disques les plus externes, libres, se détachent et disparaissent, « phagocytés » au niveau de la couche pigmentaire de la rétine, tandis que de nouveaux replis se forment à la partie proximale du segment; dans les cônes, les disques ne sont pas sujets à ce renouvellement;

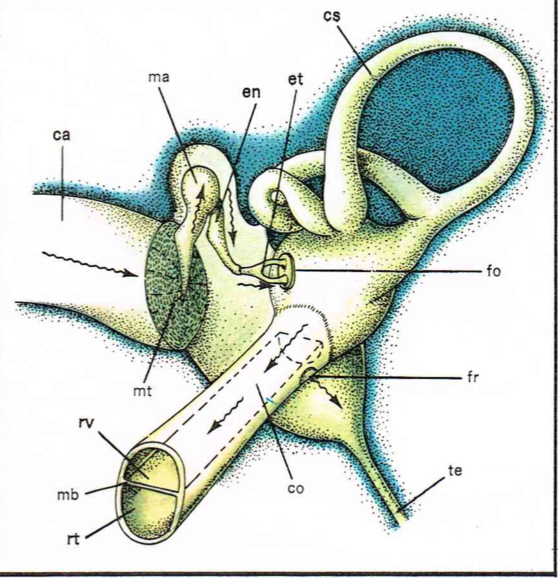
— un *segment intermédiaire,* réduit à une région étroite ayant une structure semblable à celle d'un cil muni d'un corps basal;

— un *segment interne,* qui contient le noyau et dont la portion distale renferme de nombreuses mitochondries, sources d'énergie; l'extrémité proximale, ou région synaptique, entre en relation de façon complexe avec les neurones bipolaires.

▼ *Représentation schématique de l'***organe de Corti** *chez un singe* **(Cercopithecus sp.)**; *si, sillon spiral interne; mt, membrane tectoriale; ca, cellules acoustiques; te, tunnel externe; ch, cellules de Hensen; so, lame spirale osseuse; pi et pe, piliers interne et externe de Corti; tc, tunnel de Corti; sn, espace de Nuëll; cd, cellules de Deiters (de soutien).*



I.G.D.A.



I.G.D.A.

◀ *Schéma du parcours des ondes sonores dans l'oreille de Mammifère : ca, conduit auditif externe; mt, membrane tympanique; ma, marteau; en, enclume; et, étrier; fo, fenêtre ovale; cs, canal semi-circulaire; fr, fenêtre ronde; co, cochlée; te, trompe d'Eustache; mb, membrane basilaire; rv, rampe vestibulaire; rt, rampe tympanique.*

Les bâtonnets sont sensibles à de faibles intensités lumineuses, alors que les cônes sont sensibles aux couleurs et aux forts éclairements; la répartition entre cônes et bâtonnets sera donc différente chez les animaux diurnes et les animaux nocturnes.

Dans l'aire centrale de la rétine, qui reçoit directement la lumière, il existe une plus grande densité de photorécepteurs. Mais la zone d'acuité visuelle maximale est la fovéa, zone où l'aire centrale est déprimée : les neurones bipolaires et multipolaires sont rejetés à la périphérie de la dépression, de sorte qu'ils ne masquent plus les photorécepteurs; ceux-ci, uniquement des cônes allongés, sont en relation chacun avec un neurone bipolaire et un neurone multipolaire.

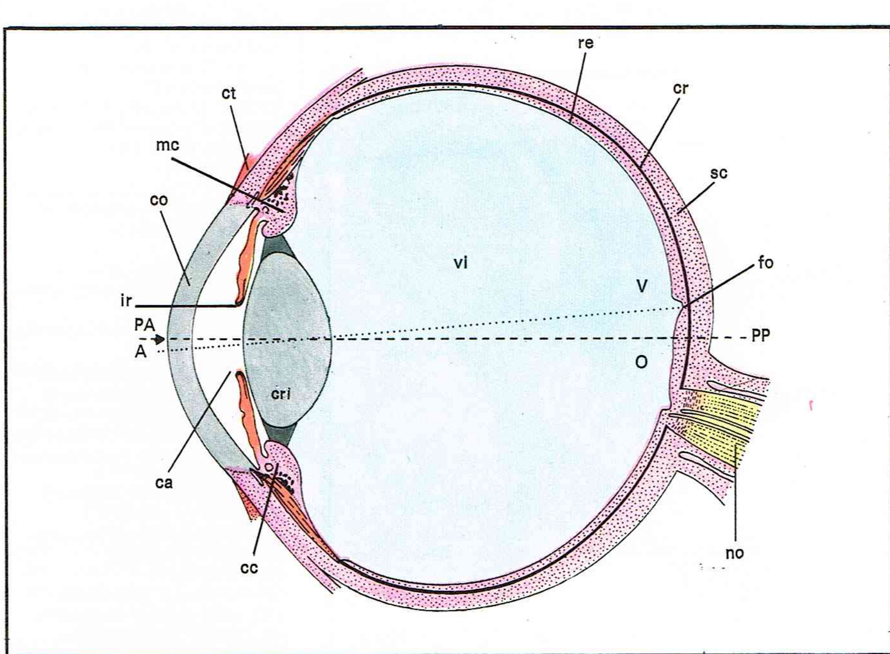
Le fonctionnement des photorécepteurs. L'image réelle d'un objet se forme sur la rétine comme dans un appareil photographique avec ses lentilles, en l'occurrence la cornée et le cristallin.

La lumière qui vient frapper la rétine doit être absorbée par les récepteurs; ceux-ci contiennent des pigments, substances chimiques capables d'absorber sélectivement la lumière, qui elle-même servira à libérer une énergie. Cela implique que le pigment soit photolabile, mais cependant stable à l'obscurité, et que sa décomposition soit réversible. Le processus de transduction commence donc par une absorption photochimique : un quantum de lumière absorbé par un pigment visuel provoque un changement réversible dans la configuration de la molécule absorbante.

Les pigments visuels sont bien connus : il s'agit de la **rhodopsine** dans les bâtonnets, de l'**iodopsine** dans les cônes. Ces molécules sont contenues dans les membranes formant les disques transversaux des segments externes. Quand la rétine reçoit la lumière, la rhodopsine est décomposée, mais constamment régénérée tant que les relations entre les bâtonnets et l'épithélium pigmentaire sont intactes.

La rhodopsine et l'iodopsine sont constituées par un aldéhyde de la vitamine A, le *rétinène,* combiné à une protéine spécifique, l'*opsine* (celle des cônes est différente de celle des bâtonnets). Or, le rétinène peut exister sous plusieurs formes isomères : des formes *cis* et une forme *trans.* A l'obscurité, c'est un isomère cis qui est associé à l'opsine, c'est-à-dire probablement la forme qui permet au rétinène de bien s'ajuster sur la molécule de protéine et constitue donc une rhodopsine stable. Lors d'une exposition à la lumière, la rhodopsine est convertie en une association rétinène trans + opsine. La libération d'énergie consiste donc en une isomérisation cis-trans; celle-ci est réversible. Le potentiel d'action créé est ensuite propagé de façon complexe à travers les neurones bipolaires et multipolaires de la rétine, puis par le nerf optique, qui groupe les axones des cellules multipolaires jusqu'aux centres supérieurs.

▼ Section horizontale d'un œil de Vertébré : PA, pôle antérieur; PP, pôle postérieur; A-V, axe de meilleure acuité visuelle passant par la fovea (fo) et ne coïncidant pas avec l'axe de symétrie antéro-postérieur (A-O); co, cornée; ct, conjonctive; mc, muscle ciliaire; re, rétine; cr, choroïde; sc, sclérotique; fo, fovea; ca, chambre antérieure; cri, cristallin; vi, corps vitré; cc, corps ciliaire; no, nerf optique; ir, iris.



I.G.D.A.

La rétine, par la variété des neurones et des synapses qui la composent, se comporte non seulement comme un photorécepteur, mais aussi comme un véritable centre nerveux. Ce seront cependant les aires corticales visuelles qui interpréteront comme couleur, forme, position, etc., les influx produits par les objets vus.

Il est intéressant de signaler que chez les Anamniotes et certains lézards l'organe pinéal et l'organe parapinéal sont photorécepteurs, possédant des cellules dont l'ultrastructure est semblable à celle des bâtonnets, avec un segment externe lamellaire; ces organes ne sont pas de véritables yeux, mais seulement des détecteurs de lumière, car ils ne forment pas d'image.

Les influx nés au niveau des photorécepteurs que nous venons d'étudier sont propagés le long de fibres sensitives de nature dendritique, cellulipètes, jusqu'aux centres nerveux, dont nous examinerons la structure et, dans les très grandes lignes, le fonctionnement.

Centres

Ganglions cérébro-spinaux

Ces ganglions sont des centres primaires sensoriels. Excepté les deux cas spéciaux de la rétine et de l'épithélium olfactif, les corps cellulaires des neurones qui reçoivent l'influx des récepteurs sont situés dans les ganglions crâniens et spinaux, lesquels ne diffèrent que par leur position.

Les cellules ganglionnaires sont dites unipolaires, car le dendrite et l'axone ont un trajet commun à proximité du corps cellulaire et l'influx pourrait même être transmis directement du dendrite à l'axone.

Moelle épinière

La moelle épinière est un cordon d'où émergent les nerfs spinaux ou rachidiens. Sa longueur et son calibre sont en rapport avec le développement variable du tronc et des membres. Les axones des cellules ganglionnaires pénètrent dans la moelle par les racines dorsales. Les noyaux-relais, centres secondaires des voies sensorielles, sont situés dans des zones précises, ou colonnes, des cornes dorsales, suivant les afférences qu'ils reçoivent. Ces différents centres contiennent :

— les *neurones d'origine des fibres ascendantes longues* qui entrent en relation avec des centres supérieurs et constituent des faisceaux latéro-ventraux, principalement spinothalamiques. Seules les voies de la sensibilité épicritique chez les Mammifères ne font pas relais dans la moelle : les faisceaux ascendants situés dans les cordons dorsaux constituent le système lemniscal;

— des *neurones cordonnaux,* établissant des liaisons courtes entre différents niveaux de la moelle;

— des *neurones intercalaires,* en relation avec des cellules motrices de la moelle, intervenant dans les arcs réflexes.

Les faisceaux descendants passent généralement dans les cordons ventraux. Les centres somato-moteurs primaires des nerfs rachidiens sont situés dans les cornes ventrales; les motoneurones sont des cellules multipolaires typiques, dont les axones quittent la moelle par les racines ventrales. Enfin, les cellules d'origine des neurones viscéro-moteurs préganglionnaires sont situées dans une région latérale des cornes ventrales.

La moelle est un centre autonome de réflexes et met en connexion les récepteurs de la sensibilité générale avec les centres supérieurs et ceux-ci avec les effecteurs de la motricité générale.

Encéphale

L'importance des différents étages de l'encéphale varie suivant les Vertébrés; il y a, au fur et à mesure de l'évolution, réduction de certaines parties mais surtout développement et complication de certaines structures. La première manifestation de cette évolution est l'hypertrophie de la paroi dorsale par rapport à la ventrale, par développement des cortex cérébral et cérébelleux, surajoutés à la partie primitive du tronc cérébral, de telle façon que la voûte du cerveau arrive à surplomber la région buccale.

Rhombencéphale

Le rhombencéphale prolonge la moelle épinière, mais à cause de l'écartement des plaques alaires, le toit du 4e ventricule est réduit à une formation choroïdienne.

La subdivision du rhombencéphale en *myélencéphale* et *métencéphale* est valable pour les structures dorsales : la partie rostrale se développe en cervelet; par contre, en ce qui concerne le plancher et les parois, qui sont continus et auxquels fait directement suite le tegmentum du mésencéphale, la division est arbitraire, sauf chez les Mammifères, où le métencéphale est marqué par la protubérance annulaire, ou pont, qui relie les deux hémisphères cérébelleux. Le bulbe est la portion située en arrière de ce pont.

Le rhombencéphale comporte une structure fondamentale constante chez tous les Vertébrés, à laquelle s'ajoute, chez les Mammifères, un *néorhombencéphale* ventral, comprenant des formations en rapport avec le développement du cervelet (protubérance annulaire et olives bulbaires) et les voies pyramidales de la motricité volontaire (pyramide bulbaire). Dans la partie fondamentale du rhombencéphale, les colonnes de substance grise faisant suite à celles de la moelle se fragmentent en différents noyaux : d'une part, les centres de relais des neurones ganglionnaires crâniens, transmettant les influx sensoriels en provenance des récepteurs viscéraux, gustatifs, cutanés, acoustiques, vestibulaires et latéraux; d'autre part, les origines des nerfs crâniens affectés aux muscles céphaliques et viscéraux; enfin, des relais dans les voies ascendantes ou descendantes et des systèmes de coordination. Les faisceaux de fibres unissant ces centres, ou noyaux, seront donc ascendants, descendants ou de coordination.

Tous ces systèmes sont groupés en zones, ou régions, longitudinales correspondant aux divers composants fonctionnels. La position des noyaux d'origine des fibres ou leur lieu d'arrivée indiquent la nature de leur fonction, et on peut constater que la plupart des nerfs crâniens groupent des fibres de différentes origines.

— La *zone médio-ventrale* est somato-motrice ou efférente : on y trouve le noyau du nerf VI, qui innerve un des muscles oculaires, et le noyau du nerf XII, origine des fibres motrices de la langue chez les Mammifères.

— La *zone ventro-latérale* est viscéro-motrice : on y trouve les noyaux des fibres innervant la musculature striée viscérale, dite branchiomérique (musculatures mandibulaire, hyoïdienne, branchiale) et des cellules préganglionnaires du parasympathique crânien (voir système autonome).

— La *zone dorso-latérale* est viscéro-sensible ou afférente; elle reçoit des fibres ganglionnaires de la sensibilité générale, venant des muscles lisses, et des fibres de la sensibilité spéciale gustative.

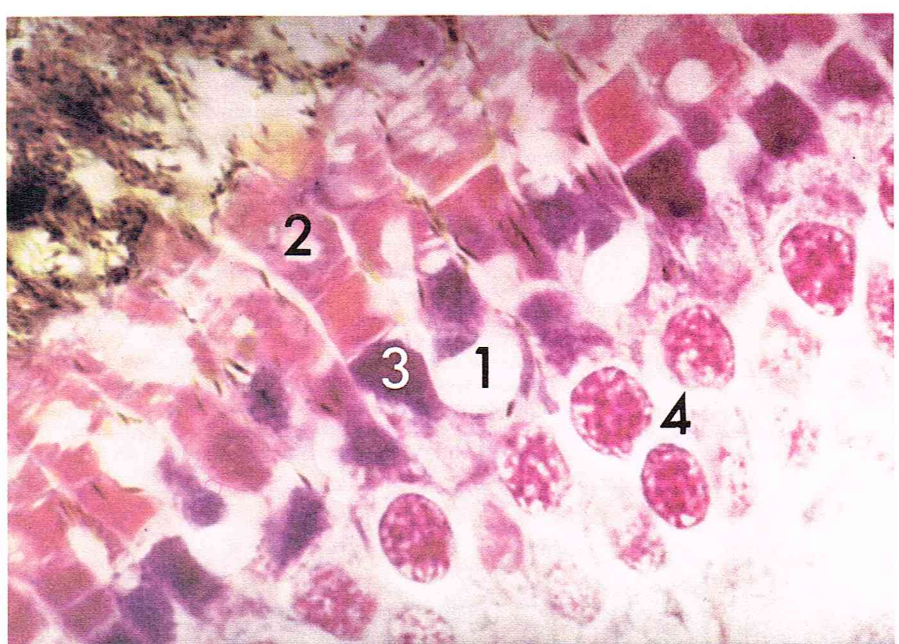
— La *zone dorsale*, somato-sensible, comporte deux régions : l'une reçoit les fibres de la sensibilité générale cutanée, l'autre, somato-sensible spéciale, ou aire acoustico-latérale, reçoit les fibres en provenance de l'oreille interne (axones des cellules bipolaires du ganglion de Corti, acoustique, et du ganglion de Scarpa, vestibulaire ou statique) et, chez les Poissons, les fibres du système latéral.

On peut observer une hypertrophie de l'une des zones, en rapport avec un développement exceptionnel du système périphérique correspondant. En voici plusieurs exemples :

— La raie-torpille possède de chaque côté de la région branchiale des organes électrogènes, empilements d'électroplaques dérivées des muscles hyoïdiens et branchiaux, qui sont innervés par des branches motrices des nerfs crâniens VII, IX et X. En conséquence de ce surcroît d'efférences, la zone viscéro-motrice (zone d'origine de ces fibres) du rhombencéphale est hypertrophiée.

— La carpe ainsi que les autres Téléostéens Cypriniformes ont un appareil gustatif développé (comprenant un organe gustatif palatin et des bourgeons gustatifs dans la peau du corps), innervé par des rameaux viscéro-sensibles des nerfs VII, IX et X; en conséquence, la zone viscéro-sensible du rhombencéphale, zone d'afférence de ces fibres, est extrêmement développée en lobes gustatifs.

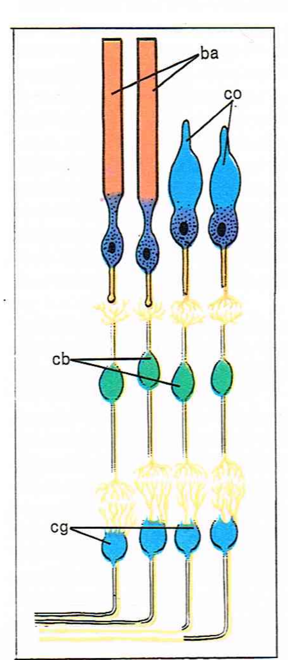
— Certaines espèces d'Oiseaux aquatiques, comme les canards, ont des corpuscules tactiles groupés sur le



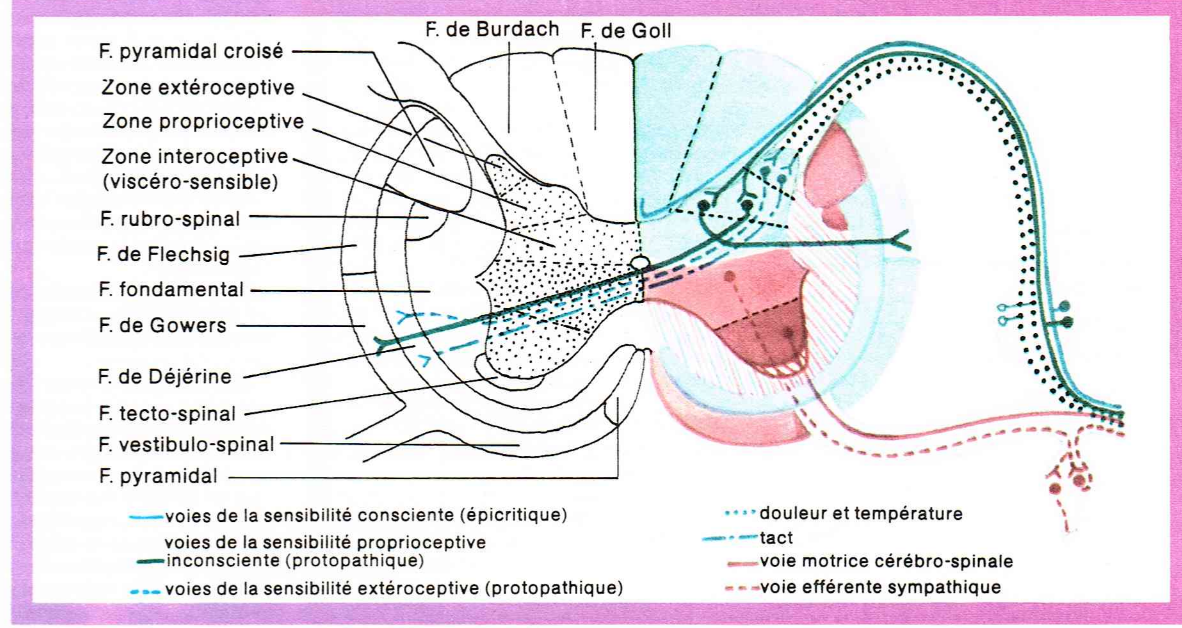
M.-J. Thillard

▲ ***Structure histologique des couches externes de la rétine visuelle d'un œil de grenouille; la lumière traverse les cellules conductrices avant d'atteindre les cellules visuelles réceptrices. On observe les cellules visuelles : cônes (1) et bâtonnets (segment externe [2] et segment interne [3]) ainsi que leurs noyaux (4).***

▼ ***A gauche, représentation schématique des cellules de la rétine de l'œil : ba, bâtonnets; co, cônes; cb, cellules bipolaires; cg, cellules ganglionnaires. A droite, coupe transversale schématique de la moelle épinière chez l'homme.***



I.G.D.A.



Richard Colin

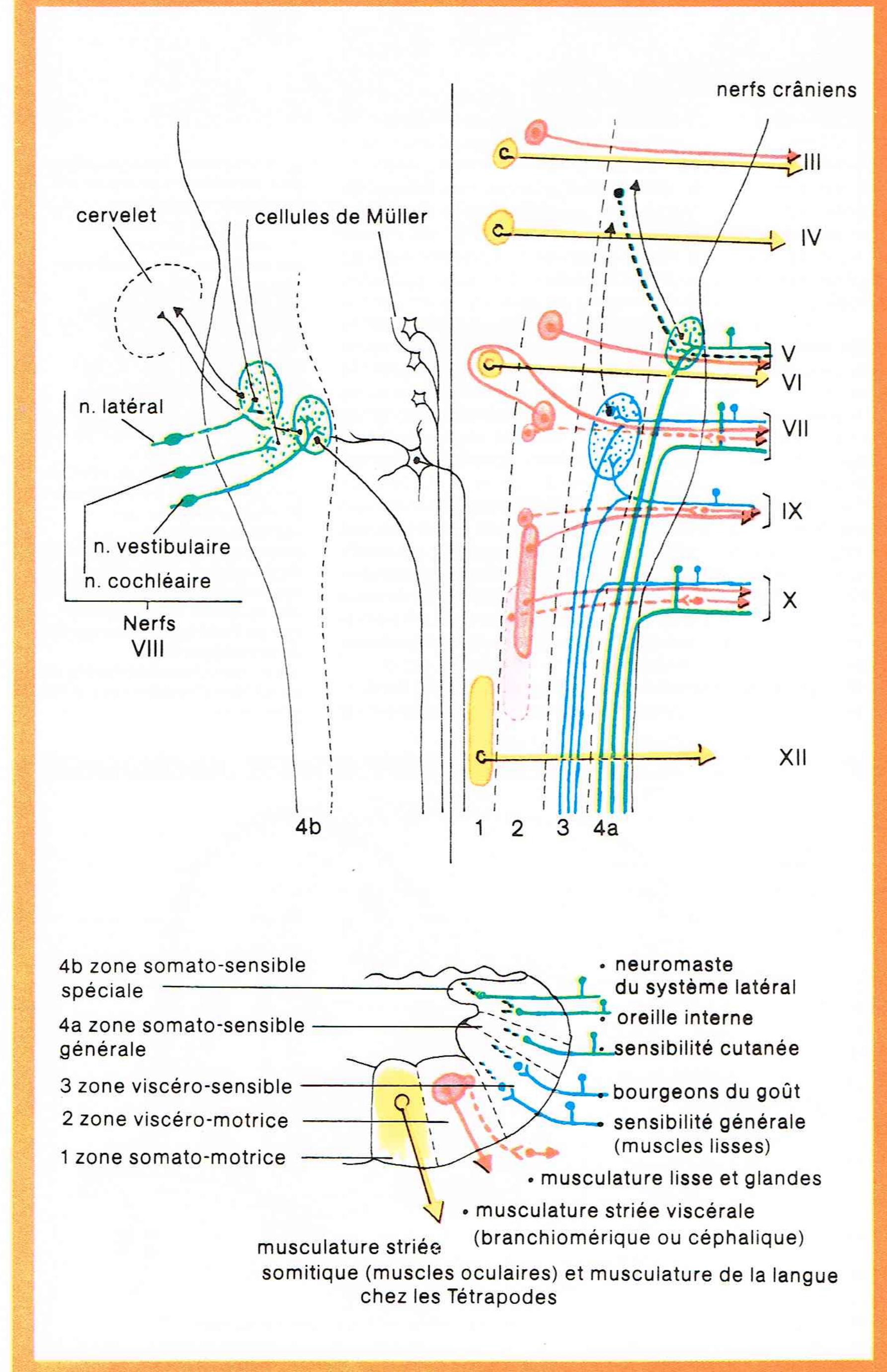
bec et innervés par des rameaux du nerf V, qui jouent un rôle important dans la recherche des aliments; chez ces animaux, les noyaux situés dans l'aire somato-sensible présentent un grand développement.

— Enfin, le mormyre est un Poisson Téléostéen dont le système latéral périphérique est particulièrement développé; on assiste, en conséquence, à une hyperplasie de l'aire acoustico-latérale dans la zone somato-sensible spéciale et, de plus, à une extraordinaire hypertrophie du cervelet, que l'on doit en effet considérer comme un dérivé de cette aire.

En plus de ces zones, il existe dans le rhombencéphale un système réticulaire constitué de quelques groupements de cellules, généralement de grande taille, à prolongements enchevêtrés, les *cellules réticulaires*, qui ne sont dominées par aucun système particulier. Leurs dendrites reçoivent des influx de natures diverses, venant de groupements sensoriels secondaires mais aussi de centres supérieurs. Leurs axones, qui rejoignent des neurones moteurs rhombencéphaliques et spinaux, peuvent être très longs, atteignant des niveaux situés très caudalement; ils cheminent fréquemment dans un faisceau situé de part et d'autre de la ligne médiane. Ce système réticulaire, associatif, a un rôle de coordination motrice.

Dans certaines classes de Vertébrés, ces cellules réticulaires atteignent des dimensions considérables : ainsi, les *cellules de Müller* des Cyclostomes envoient dans la moelle des fibres géantes. La *cellule de Mauthner* des Téléostéens, Dipneustes et Urodèles possède un axone géant qui, après croisement, descend dans le cordon ventral de la moelle et envoie des collatérales vers les noyaux moteurs spinaux. Le cône d'émergence de l'axone ainsi que les dendrites longs et ramifiés sont le siège de nombreuses synapses; on comprend que des influx captés à partir de différents centres et s'écoulant comme un stimulus unique par l'axone géant déclenchent des réactions motrices du corps permettant des mouvements coordonnés.

▼ *Représentation schématique de la position des zones du rhombencéphale et leurs fonctions.*



Richard Colin

Cervelet

Le cervelet se forme à la partie rostrale du rhombencéphale, par fusion des plaques alaires sur la ligne médiane. Sa structure et son développement sont variables suivant les classes de Vertébrés; réduit chez les Amphibiens, très inégal chez les Reptiles, il est bien développé dans les autres groupes. On y distingue :

— un étage fondamental, l'*archicérébellum* (auricules des Sélaciens, valvule des Téléostéens, floccules des Oiseaux et des Mammifères), recevant des apports labyrinthiques et vestibulaires;

— un étage provenant du développement de la partie médiane, ou corps du cervelet, le *paléocérébellum*, recevant des apports spinaux et mésencéphaliques;

— de plus, chez les Mammifères, un étage se développe par accroissement des parties latérales du corps en hémisphères cérébelleux ou *néocérébellum*, et reçoit des apports télencéphaliques; les hémisphères sont reliés par un système de fibres transversales ventrales qui forment un pont sous lequel passent les cordons longitudinaux du tronc cérébral : le pont de Varole, ou protubérance annulaire.

Le cervelet est un centre de contrôle de l'équilibre et de coordination motrice, mais aussi un modulateur de toute l'activité nerveuse.

Mésencéphale

L'architecture fondamentale du mésencéphale est semblable chez tous les Vertébrés, mais son volume relatif et ses fonctions sont variables, plus importantes chez les Vertébrés inférieurs.

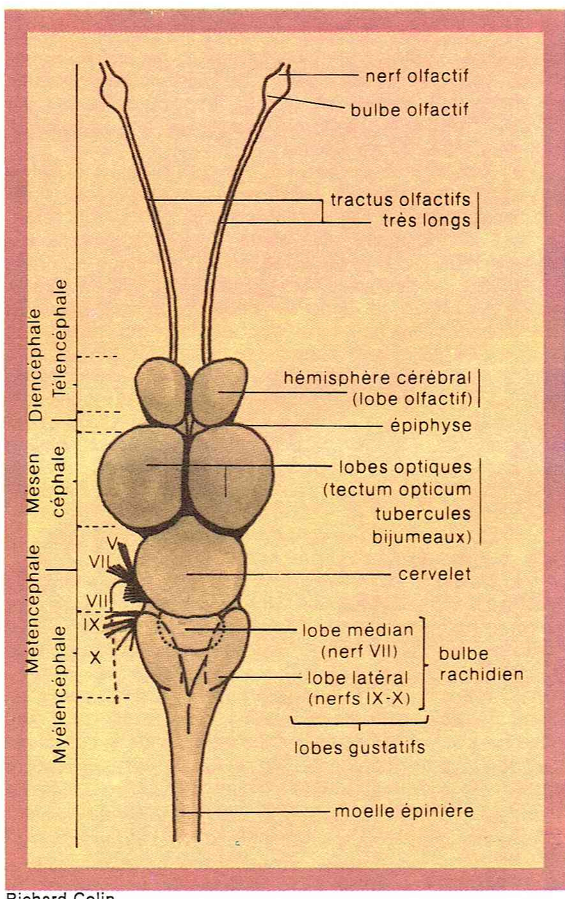
— Le *tectum*, dérivé des lames alaires, est généralement divisé en deux moitiés symétriques, les lobes optiques, ou tubercules bijumeaux, chez les Vertébrés non mammaliens. Ces lobes, très écartés l'un de l'autre, sont refoulés latéralement chez les Oiseaux. Sous le tectum se développent deux saillies nerveuses qui bombent dans le ventricule : les *tores semi-circulaires;* ceux-ci deviennent importants chez les Reptiles, où ils peuvent affleurer à la surface postérieurement (corps bijumeaux postérieurs); cette disposition s'accentue chez les Mammifères, où le tectum constitue les *tubercules quadrijumeaux*, les tubercules postérieurs correspondant aux tores semi-circulaires. Ainsi, le ventricule mésencéphalique, ou optique, primitivement large, se réduit et devient chez les Mammifères un canal : l'*aqueduc de Sylvius*.

Chez les Vertébrés inférieurs, le tectum est le centre de relais principal des fibres visuelles; il reçoit aussi des apports transmis par le nerf trijumeau et par des faisceaux médullaires.

Chez les Mammifères, il ne reçoit qu'un petit contingent de fibres optiques à signification réflexe, le plus grand nombre atteignant un noyau du thalamus, le corps genouillé externe.

Les voies efférentes descendent, chez les Vertébrés inférieurs, vers les noyaux moteurs du rhombencéphale et de la moelle et constituent leurs voies motrices principales.

Les tores semi-circulaires ou tubercules quadrijumeaux postérieurs reçoivent des influx provenant de l'aire acoustico-latérale du rhombencéphale. Les fibres provenant des noyaux-relais acoustiques et vestibulaires forment une voie ascendante importante : le lemnisque latéral. Chez les Mammifères, un contingent de ces fibres atteint le corps genouillé interne, placé sur les flancs des tubercules quadrijumeaux postérieurs mais rattaché au thalamus et



Richard Colin

◄ ***Représentation schématique de l'encéphale d'une tanche (Cypriniforme) en vue dorsale; on observe le développement considérable de l'aire viscéro-afférente (lobes gustatifs correspondant aux nerfs VII, IX et X).***

qui constitue un relais à prédominance auditive. Le tectum et les tores sont aussi en rapport avec le cervelet.

— Le *tegmentum,* ou *calotte,* ventral, dérivé des lames basales, prolonge la zone somato-efférente du rhombencéphale; on y trouve les noyaux d'origine des nerfs crâniens somato-moteurs III et IV (innervant des muscles oculaires) et un noyau, le ganglion de l'isthme, qui constitue un centre de corrélation où aboutissent des influx acoustiques, statiques, et aussi visuels (par le tectum); ce noyau aurait pour homologue chez les Mammifères le corps genouillé interne. Enfin, un système réticulaire existe au niveau du mésencéphale; il se développe chez les Mammifères, constituant le noyau rouge, origine d'une voie descendante vers la moelle épinière.

L'examen de ces voies afférentes et efférentes montre que le mésencéphale est essentiellement un centre de corrélation de sensations diverses. Les influx d'origines visuelle, statique, acoustique, mais aussi trigéminale et spinale sont élaborés dans diverses régions du mésencéphale et suivis de stimuli descendants, atteignant les noyaux moteurs du rhombencéphale et de la moelle. Le mésencéphale est donc un centre important de la régulation motrice, dominant chez les Vertébrés inférieurs. Cependant, chez les Mammifères, le mésencéphale ne garde guère qu'un rôle de régulation des réflexes acoustiques et visuels, comme les mouvements coordonnés des yeux; les fonctions principales seront exercées par les centres supérieurs.

Enfin, toujours chez les Mammifères, des formations nouvelles s'ajoutent à la face ventrale du mésencéphale : les *pédoncules cérébraux,* voies descendantes provenant du cortex cérébral.

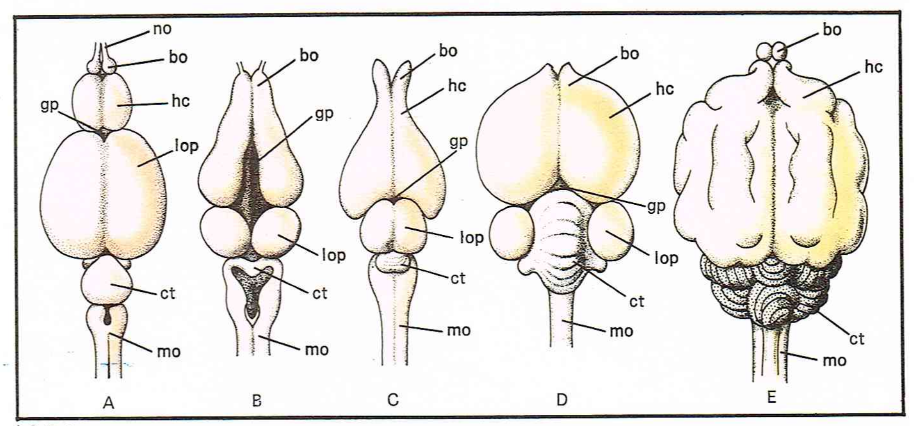
Diencéphale

Le diencéphale n'est bien apparent que sur la face ventrale, ses faces dorsale et latérale étant plus ou moins recouvertes par le télencéphale. Le sillon qui limite les plaques alaires et basales s'incurve ventralement vers l'avant, se terminant au fond du récessus préoptique, au plancher du 3e ventricule : la portion située au-dessous du sillon limitant dérive des plaques basales et correspond à l'hypothalamus; la zone située au-dessus du sillon forme les parois du thalamus ainsi que les ganglions de l'habénula constituant l'épithalamus. Le 3e ventricule, qui sépare les deux moitiés du thalamus, est aplati sagittalement et fermé dorsalement par la région pariétale, non nerveuse.

— *Le thalamus*

Le thalamus est divisé par un sillon en thalamus dorsal (caudal) et thalamus ventral (rostral); ce dernier est assez important chez les Vertébrés inférieurs. Il reçoit des apports issus du striatum, centre moteur télencéphalique. Le thalamus dorsal constitue par contre la portion la plus importante chez les Vertébrés supérieurs, particulièrement chez les Mammifères. Les deux moitiés droite et gauche sont unies par une importante commissure grise.

Le thalamus est un ensemble très complexe de centres gris dont la nomenclature est encore incertaine. Les noyaux principaux sont soit des noyaux-relais qui reçoivent leurs afférences directement des grandes voies ascendantes sensibles, soit des noyaux d'association dont les afférences proviennent des noyaux thalamiques précédents et de l'hypothalamus. Tous ces noyaux projettent les influx reçus en des aires bien déterminées du télencéphale; ils forment un ensemble appelé *système thalamique de projection spécifique.*



I.G.D.A.

▲ ***Schéma comparatif d'encéphale de Vertébrés; A, Poisson Téléostéen; B, Amphibien; C, Reptile; D, Oiseau; E, Mammifère; no, nerf olfactif; bo, bulbe olfactif; hc, hémisphères cérébraux; gp, glande pinéale ou épiphyse; lop, lobe optique; ct, cervelet; mo, moelle épinière.***

Parmi les principaux noyaux citons : le *corps genouillé externe,* relais des voies visuelles, le *corps genouillé interne,* relais des voies auditives qui sont situées à la partie postérieure du thalamus, et le *noyau arqué,* relais des voies gustatives; tous projettent sur les territoires correspondants du néopallium. Mais ces noyaux principaux sont séparés par d'autres formations moins individualisées, constituant le *système thalamique réticulaire de projection diffuse,* qui ont une influence sur de vastes territoires télencéphaliques (ces formations n'auraient pas de connexion directe avec le néopallium mais seraient en relation avec lui par des polysynapses).

En conclusion, chez les Mammifères, toutes les formes de sensibilité convergent vers le thalamus; les influx y sont élaborés pour être ensuite transmis à des centres télencéphaliques. On dit que le thalamus est une zone de corrélation en liaison ascendante avec le télencéphale.

— *L'épithalamus*

L'épithalamus est constitué par deux masses ovoïdes : les *ganglions de l'habénula,* qui prolongent dorsalement le thalamus et qui appartiennent au système olfactif. La région pariétale se subdivise en deux parties, séparées par l'habénula.

La région pariétale antérieure comporte principalement une toile choroïdienne (pie-mère + épithélium épendymaire), avec des différenciations variables suivant les groupes (développées surtout chez les Téléostéens et chez les Reptiles) : plexus choroïdiens, sac dorsal, velum transverse (qui marque la limite avec le télencéphale); plus en avant, la paraphyse des Amphibiens appartient théoriquement au télencéphale.

La région pariétale postérieure porte presque toujours une évagination dorsale, impaire, l'*organe pinéal,* différencié en organe photorécepteur, plus ou moins rudimentaire chez les Anamniotes et qui devient glande pinéale ou épiphyse, chez les Vertébrés supérieurs; sa fonction est mal connue. De plus, quelques Poissons et quelques Reptiles possèdent, en avant de l'organe pinéal, une autre évagination, ou *organe parapinéal,* présentant la structure d'un œil.

HORMONES HYPOPHYSAIRES	
Hormones du lobe antérieur – Hormone de croissance ou somatotrope STH	joue un rôle important dans la croissance du corps assure la régulation du métabolisme (glucides, lipides, protides)
– Gonadostimulines FSH	permet la croissance et la maturation des follicules ovariens stimule les tubules séminifères du testicule
LH	active les cellules interstitielles de l'ovaire ou du testicule permet la formation des corps jaunes (lutéinisation des follicules)
LTH ou prolactine	favorise la sécrétion de progestérone par le corps jaune excite la sécrétion lactée
– Thyréostimuline TSH	stimule la sécrétion des cellules thyroïdiennes
– Corticostimuline ACTH	stimule la production d'hormones stéroïdes par la cortico-surrénale
Hormones du lobe intermédiaire – Intermédine MSH	agit sur la pigmentation de la peau (synthèse de mélatonine)
Hormones de la neurohypophyse – Vasopressine ADH	antidiurétique - élève la pression artérielle
– Ocytocine	provoque des contractions de l'utérus stimule l'excrétion du lait

▲ ***Tableau récapitulatif des* hormones hypophysaires : *origine et fonctions.***

— *L'hypothalamus*

L'hypothalamus représente, fonctionnellement, une région extrêmement importante et inséparable de l'hypophyse. On y distingue trois régions : les deux premières sont des centres végétatifs, appartenant au système autonome ; leur position juste au-dessous du sillon limitant est en accord avec leur caractère viscéro-moteur ; la troisième, postérieure, est olfactive.

● *Hypothalamus antéieur, ou chiasmatique.* Sa partie tout à fait antérieure se termine au récessus pré-optique du 3e ventricule, qui marque la limite avec le télencéphale ; ensuite, se situe le chiasma optique, entrecroisement des fibres optiques, lesquelles ne pénètrent pas dans le diencéphale mais atteignent le tectum mésencéphalique. Dans cette région, le plancher hypothalamique renferme deux noyaux importants : un noyau supra-optique et un paraventriculaire (un noyau pré-optique chez les Poissons).

● *Hypothalamus moyen, ou infundibulo-tubérien.* Le 3e ventricule y forme le récessus infundibulaire autour duquel les parois épaissies, surtout vers l'avant, constituent le tuber contenant plusieurs groupes de noyaux en relation avec ceux de la région chiasmatique. Les parois s'étirent pour former la tige hypophysaire, différenciée à son extrémité en lobe nerveux de l'hypophyse et dont la partie proximale, renflée chez les Mammifères, forme l'éminence médiane.

● *Hypothalamus postérieur, ou olfactif.* Il comporte essentiellement les tubercules mamillaires (chez les Poissons, cette région postérieure est plus développée, avec les lobes inférieurs et le sac vasculaire plus ou moins importants). En tant que centres olfactifs, les tubercules mamillaires reçoivent des afférences provenant du rhinencéphale, ou partie primitive du télencéphale, ainsi que du striatum ; les faisceaux efférents vont vers la moelle et vers le néopallium après un relais dans le thalamus dorsal.

— *Le complexe hypothalamo-hypophysaire*

● *Hypophyse.* Au lobe nerveux postérieur, ou neurohypophyse, s'adjoint un lobe antérieur, ou adéno-hypophyse, glandulaire, d'origine épithéliale pharyngienne, qui différencie autour de la tige hypophysaire la *pars tuberalis ;* entre le lobe nerveux et le lobe antérieur, apparaît le lobe intermédiaire.

● *Relations hypothalamo-hypophysaires.* Les fibres provenant des noyaux supra-optique et paraventriculaire, auxquelles se joignent des fibres venant du tuber, forment un faisceau hypothalamo-neurohypophysaire, dont certaines fibres se terminent dans l'éminence médiane, région très vascularisée, au contact de la *pars tuberalis.* Les noyaux sont le siège de neurosécrétions, granules contenant des substances hormonales, qui atteignent l'hypophyse par deux voies, nerveuse et sanguine. D'une part, en cheminant le long des axones du faisceau hypothalamo-hypophysaire, elles sont déposées dans les terminaisons nerveuses de la neurohypophyse étroitement accolées à des capillaires. D'autre part, libérées au niveau de l'éminence médiane, elles passent par un système porte artériel à la *pars tuberalis* et, de là, à l'adénohypophyse.

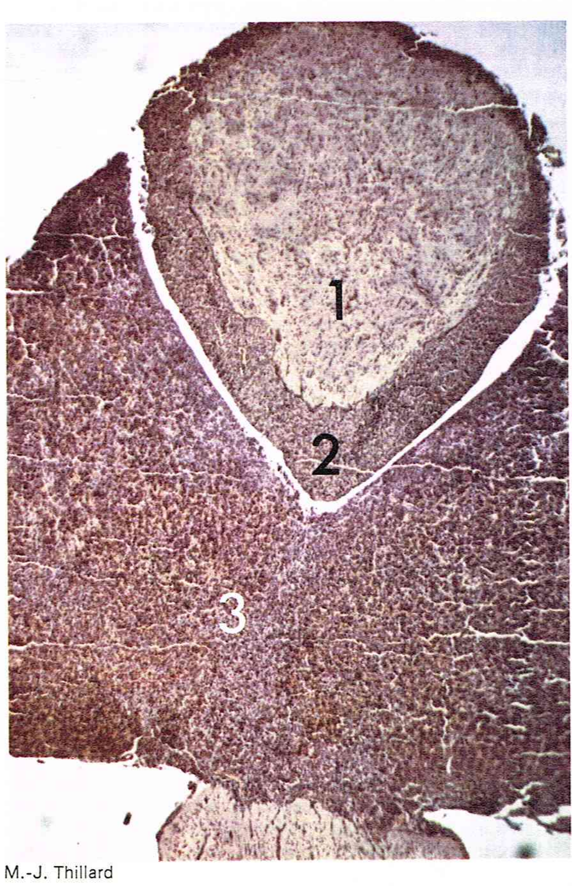
● *Hormones.* Elles sont très nombreuses et agissent dans tous les domaines.

● *Contrôle de l'hypophyse par l'hypothalamus.* Ce contrôle s'effectue par des mécanismes hormonaux et nerveux fort complexes. D'une part, on sait que des hormones sécrétées par l'hypothalamus contrôlent la libération de la corticostimuline et les sécrétions gonadotropes ; d'autre part, le contrôle nerveux de l'hypophyse, exercé fondamentalement par l'hypothalamus, peut être influencé par le système nerveux central ; enfin le complexe hypothalamo-hypophysaire forme un couple végétatif à actions réciproques. L'hypothalamus contrôle ainsi les fonctions végétatives, le métabolisme, la régulation thermique, la reproduction et même certaines fonctions psychiques.

Télencéphale

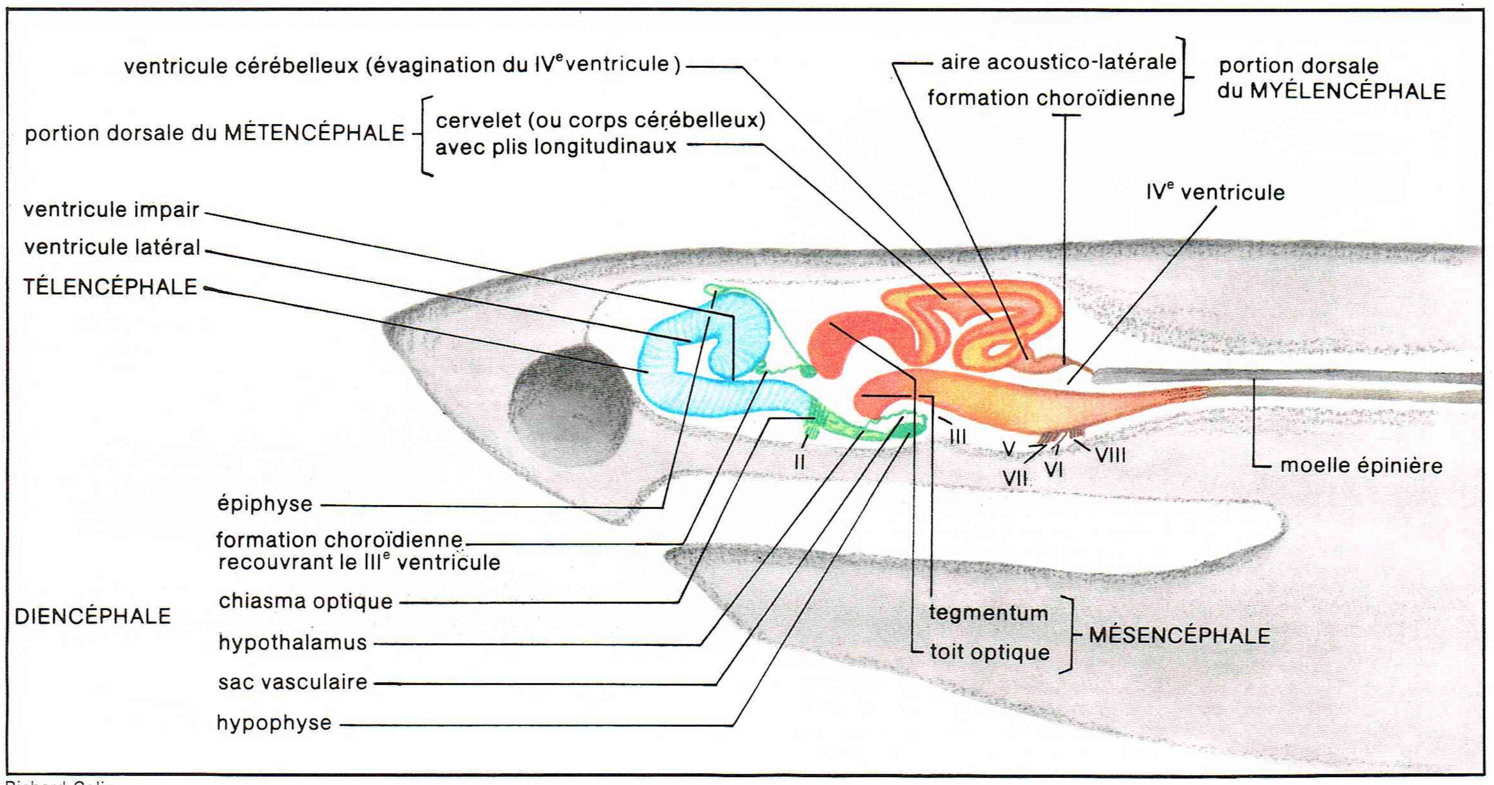
De structure relativement simple chez les Vertébrés inférieurs, le télencéphale devient de plus en plus complexe et subit un énorme accroissement de volume chez les Mammifères.

Le télencéphale primaire représente la portion rostrale du tube neural, avec un ventricule impair, limité en avant



M.-J. Thillard

▶ ***Coupe transversale de l'hypophyse de cobaye : 1, la* pars nervosa *ou lobe nerveux ; 2, la* pars intermedia *; l'ensemble constitue le lobe postérieur ; 3, la* pars distalis *ou lobe antérieur.***



Richard Colin

▲ *Coupe sagittale de l'encéphale de Sélacien (roussette).*

par une lame dorsale qui continue le plafond du ventricule diencéphalique, et une lame ventrale, ou terminale, qui s'étend jusqu'au récessus préoptique.

En fait, ce télencéphale primaire est pratiquement inexistant et se confond avec la région antérieure du diencéphale; un télencéphale secondaire se développe par évagination latérale de ses parois qui s'étendent en direction rostrale puis caudale, formant les hémisphères cérébraux, de plus en plus volumineux, unis par des commissures.

Les ventricules latéraux I et II, d'abord largement ouverts sur le ventricule impair, se réduisent à de longues fentes, par suite de la croissance vers l'intérieur des parois dorsales et ventrales (télencéphale inversé), de sorte qu'ils ne communiquent plus avec le 3e ventricule que par de petits orifices, les *trous de Monro*.

Évolution du télencéphale. Les hémisphères cérébraux primitifs sont des centres exclusivement olfactifs qui ne reçoivent que des fibres en provenance de leur portion antérieure bulbaire, elle-même en rapport direct avec l'épithélium olfactif. Mais des stimuli non olfactifs de plus en plus nombreux vont atteindre le télencéphale et retentir sur sa structure (développement d'un striatum, d'un néopallium) ainsi que sur l'abondance et la complexité des connexions qui doivent le relier aux centres inférieurs et unir les deux hémisphères.

— Chez les *Amphibiens*, la structure est relativement simple : la coupe transversale des hémisphères montre des cellules nerveuses groupées au voisinage de la cavité ventriculaire et que l'on peut répartir en quatre régions : le *paléopallium*, l'*archipallium*, le *striatum*, ou *noyau basal*, et le *septum*. Les connexions afférentes sont presque toutes olfactives; les efférentes vont au thalamus ventral, à l'hypothalamus et aux ganglions habénulaires.

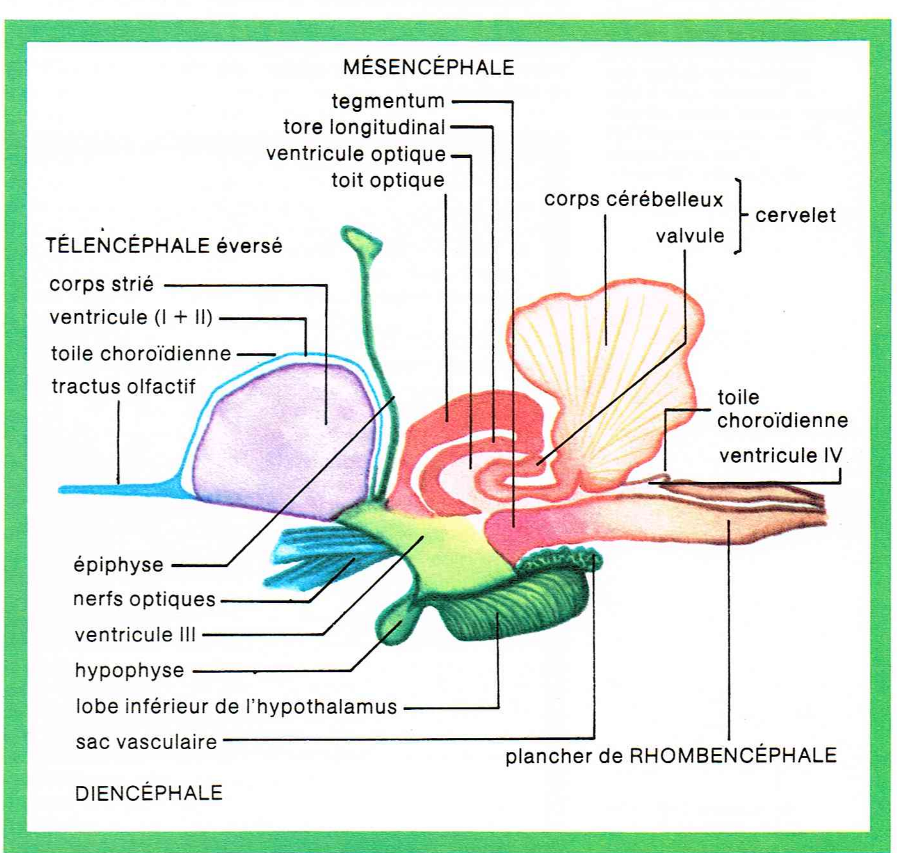
L'évolution est marquée histologiquement par la migration des cellules vers la surface, aboutissant chez les Vertébrés supérieurs à la stratification cellulaire.

— Chez les *Reptiles* les hémisphères cérébraux deviennent volumineux, surtout par développement du striatum, qui fait saillie dans le ventricule latéral. De nouvelles connexions apparaissent, nées dans le thalamus et aboutissant à une partie nouvelle du striatum, le *néostriatum*, et à une portion interne du paléopallium, qui peut ainsi être interprétée comme un néopallium.

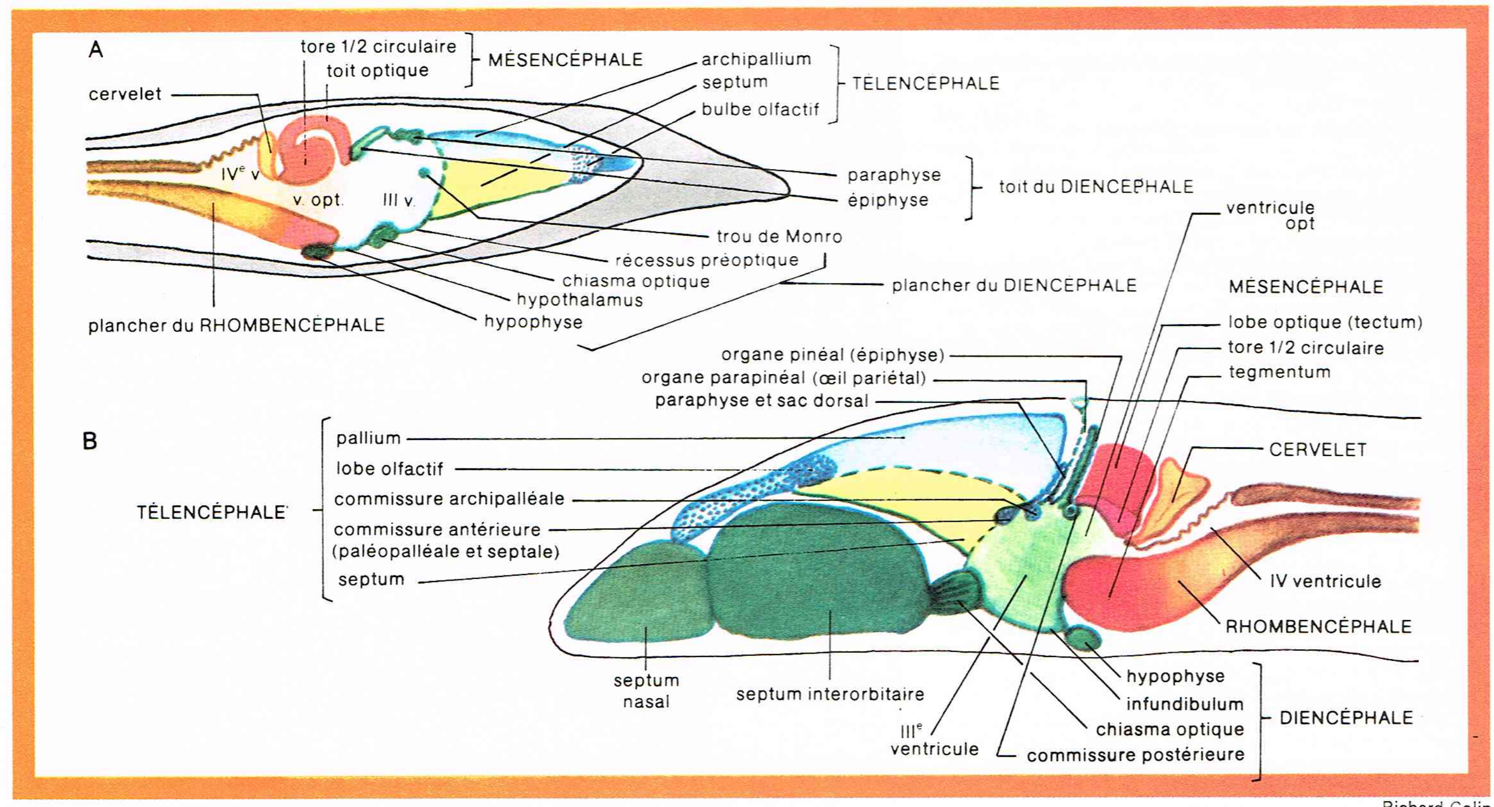
— Chez les *Oiseaux*, le pallium est réduit, principalement en ce qui concerne les centres olfactifs (l'épithélium olfactif est peu important), et le septum est très mince. Par contre, le striatum est extrêmement développé (*paléo-, archi-, néo-, hyperstriatum*) en rapport avec la coordination motrice nécessaire au vol, de sorte que la masse télencéphalique devient très volumineuse et rejette latéralement les lobes optiques.

— Chez les *Mammifères*, le télencéphale atteint un maximum de développement et arrive à représenter la majeure partie de la masse de l'encéphale grâce à l'extension d'un nouveau constituant, le *néopallium*, ou *néocortex*. Il apparaît à la face dorsale du cortex primitif, entre le paléopallium et l'archipallium qui constituent

▼ *Coupe sagittale de l'encéphale d'un Téléostéen Perciforme (serran).*



Richard Colin



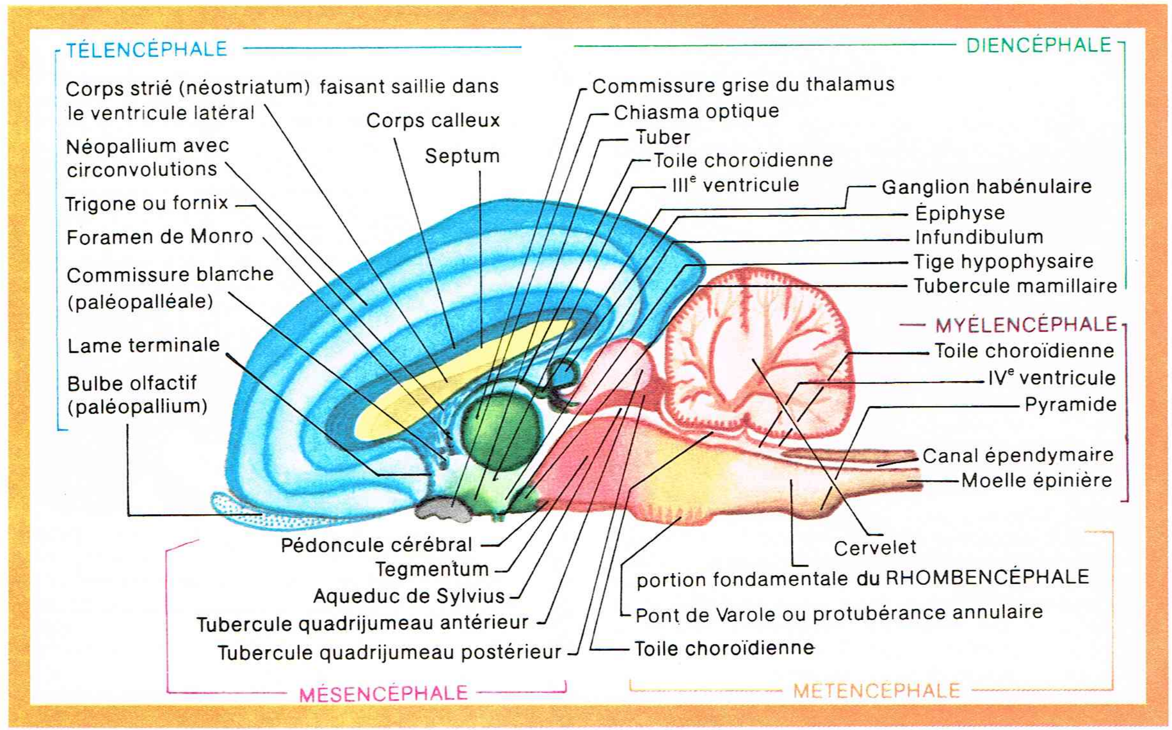
Richard Colin

▲ ***Coupe sagittale d'un encéphale d'Amphibien (A) : on observe que les flexures encéphaliques se sont effacées dans le cerveau achevé qui redevient rectiligne ; le cervelet est réduit ; le ventricule mésencéphalique (ou ventricule optique) est en grande partie occupé par les tores semi-circulaires qui ne laissent entre eux qu'un canal assez étroit. En B, coupe sagittale d'un encéphale de Reptile (lézard).***

le rhinencéphale (à prédominance olfactive, bien qu'il comprenne des formations non olfactives).

● *Paléopallium*. Refoulé ventralement, le paléopallium est séparé du néopallium par la fissure rhinale, de plus en plus ventrale au fur et à mesure de l'évolution. Il est divisé en bulbes, tubercules et lobes olfactifs qui sont bien développés chez les Mammifères macrosmatiques (tel le chien), plus ou moins réduits chez les microsmatiques, en particulier les Primates, et dont il ne reste qu'une partie, probablement non olfactive, chez les Cétacés anosmatiques. Ses connexions sont à peu près semblables à celles décrites chez les Amphibiens. La commissure antérieure groupe les fibres paléopalléales et archistriales.

● *Archipallium*. La croissance du néopallium repousse l'archipallium de plus en plus vers la face mésiale et le contraint à se reployer sur lui-même. Le repli est la fissure hippocampienne, autour de laquelle on distingue une zone interne, le *gyrus dentatus*, et une zone externe, le cortex hippocampien, ou corne d'Ammon. De plus, le développement du corps calleux en direction caudale allonge vers l'arrière le complexe hippocampien ; comme le télencéphale se courbe en s'agrandissant, la portion caudale de l'hippocampe, seule bien développée et typique, se trouve refoulée à un niveau beaucoup plus ventral que sa portion rostrale. Les fonctions de l'archipallium sont mal connues ; il existe de nombreuses connexions olfactives mais aussi des relations avec le



▶ ***Coupe sagittale de l'encéphale d'un Mammifère (mouton).***

Richard Colin

thalamus et l'hypothalamus. Le trigone, ou fornix, est un ensemble complexe de fibres, étiré par le déplacement de l'hippocampe, qui forme une voûte triangulaire au-dessus du 3e ventricule. Les fibres partant de l'hippocampe, appelées à ce niveau fimbria, ou piliers postérieurs, se divisent en un faisceau hippocampo-hypothalamique (pilier antérieur), qui rejoint les corps mamillaires de l'hypothalamus, et en fibres commissurales archipalléales (constituant le psaltérium), unissant les deux faisceaux droit et gauche.

● *Septum.* Il se réduit au cours de l'évolution à une mince cloison, qui, accolée à sa symétrique, forme le *septum lucidum* séparant les deux ventricules latéraux.

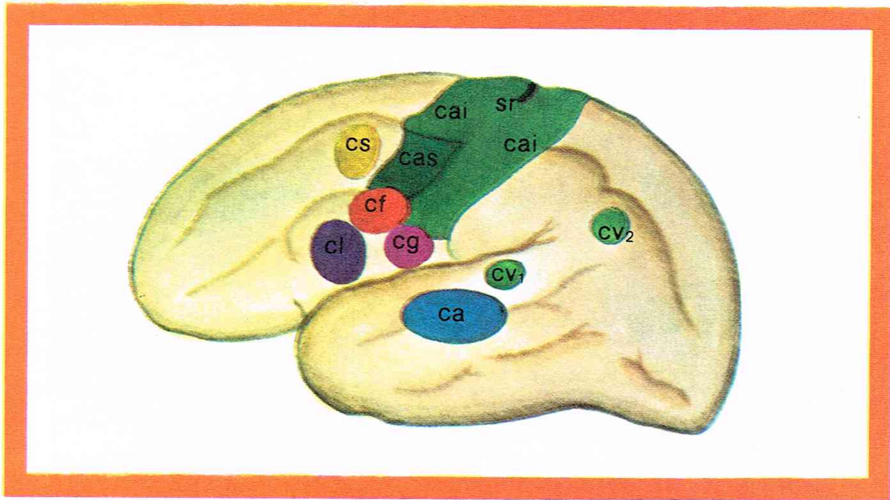
● *Striatum.* Repoussé vers l'intérieur des hémisphères, le complexe strié (paléostriatum, ou pallidum, plus néostriatum) va s'appliquer contre le diencéphale et fusionner avec le thalamus (aussi appelé couche optique) pour former les corps opto-striés qui bombent dans les ventricules latéraux. Des faisceaux de fibres pyramidales, descendant du néopallium, se fraient un passage à travers la substance blanche des formations striaires, appelée capsule interne, et coupent le néostriatum en deux portions : l'une, dorsale et interne, le noyau caudé (de forme arquée), l'autre, ventrale et externe, le putamen, qui s'associe au pallidum pour former le noyau lenticulaire. Un archistriatum est représenté par le noyau amygdalien refoulé à l'extrémité du noyau caudé. Les connexions du striatum sont très touffues et complexes; ses différents noyaux, reliés entre eux et avec le thalamus, reçoivent des fibres afférentes du néopallium et envoient des fibres efférentes à l'hypothalamus végétatif et au système réticulaire mésencéphalique. On comprend donc que les corps striés soient des centres effecteurs et qu'ils jouent un rôle important dans la coordination motrice et dans la posture; toutefois, leur physiologie reste confuse. Leur atteinte dans la maladie de Parkinson provoque un tremblement de repos joint à de la rigidité et à une difficulté de mouvement.

● *Néopallium.* Le développement du néopallium se fait transversalement, mais aussi rostralement et surtout caudalement, de telle sorte que le pôle postérieur du néocortex finit par atteindre le rhombencéphale, recouvrant le diencéphale et le mésencéphale. En même temps, une courbure antéro-postérieure, ou flexion télencéphalique, s'accentue et les ventricules se prolongent. Le néopallium devient l'aboutissement des voies sensitives et le lieu d'origine des principales voies effectrices; en même temps, des voies associatives se développent dans et entre les hémisphères.

Le néopallium conditionne l'activité consciente, volontaire. Son développement est en rapport avec le degré de psychisme : comme chacun le sait, le néocortex de l'homme est considérablement plus développé que celui de tous les autres Mammifères. Chez les Mammifères primitifs, dits lissencéphales, comme les Insectivores, il est lisse mais chez les Mammifères supérieurs, dits gyrencéphales (Ongulés, Carnivores, certains Cétacés et surtout Primates), il se plisse, dessinant des circonvolutions plus ou moins compliquées, séparées par des sillons ou des scissures.

Chez l'homme, les circonvolutions sont groupées en lobes frontal, pariétal, temporal et occipital. En même temps, la structure histologique du cortex se complique, avec six couches de cellules et de fibres. Les deux hémisphères corticaux sont unis par des fibres commissurales qui permettent de transmettre les informations d'un côté à l'autre et forment le corps calleux, dont le développement est en rapport avec l'expansion du néopallium. La croissance du néocortex s'accompagne de l'apparition de puissants systèmes afférents et efférents qui ont leurs points d'arrivée et de départ dans différentes zones, dites territoires corticaux de projection; leurs lésions se traduisent par des phénomènes sensitivo-sensoriels ou moteurs, immédiatement et facilement apparents. D'autres zones, dites d'association, ont des localisations plus floues et ne répondent à l'expérimentation que par des manifestations psychiques.

★ *Voies afférentes.* Les voies afférentes sont d'importants contingents de fibres venant des noyaux du thalamus; comme nous l'avons vu, ils apportent à l'écorce cérébrale des stimuli visuels, auditifs, statiques, tactiles et proprioceptifs. Les stimuli olfactifs sont transmis par le paléopallium (aire prépiriforme).



I.G.D.A., modifié Richard Colin

▲ ***Représentation schématique de la localisation de quelques territoires corticaux du cerveau humain; cf, centre des mouvements de la face; cs, centre de l'écriture et de l'agraphie; cas, centre d'activité motrice des membres supérieurs; cai, centre de l'activité motrice des membres inférieurs; sr, sillon de Rolando; cv_1, centre de la surdité verbale; cv_2, centre de la cécité verbale; cl, centre du langage articulé et de l'aphasie; cg, centre de la phonation; ca, aire auditive.***

I.G.D.A., modifié Richard Colin

★ *Centres afférents.* Ces systèmes atteignent des territoires spécifiques corticaux : les centres récepteurs des sensations élémentaires; ceux-ci doivent être complétés par un étage de perception, phénomène psychologique complexe permettant l'interprétation de l'objet qui a provoqué les sensations. Les physiologistes étudient avec beaucoup de précision les localisations corticales des sensations et des perceptions en plaçant deux électrodes, l'une sur l'aire étudiée, l'autre en un point du crâne électriquement inactif; elles permettent de recueillir des fluctuations du potentiel, évoqué à partir d'une stimulation appropriée. Enfin, au-dessus de la sensation et de la perception, se situe, du moins chez l'homme, la reconnaissance de l'objet qui permet d'en saisir la signification symbolique : c'est ce que l'on appelle la *gnosie*.

On connaît bien la localisation des territoires corticaux. Ainsi, l'aire de la sensibilité générale, ou aire somato-sensitive, occupe la circonvolution pariétale ascendante, en arrière du sillon de Rolando; elle peut être subdivisée en sous-centres étagés correspondant aux différentes régions du corps et dont l'étendue relative dépend de la densité des récepteurs tactiles. L'aire de perception somato-psychique occupe la moitié postérieure de la pariétale ascendante.

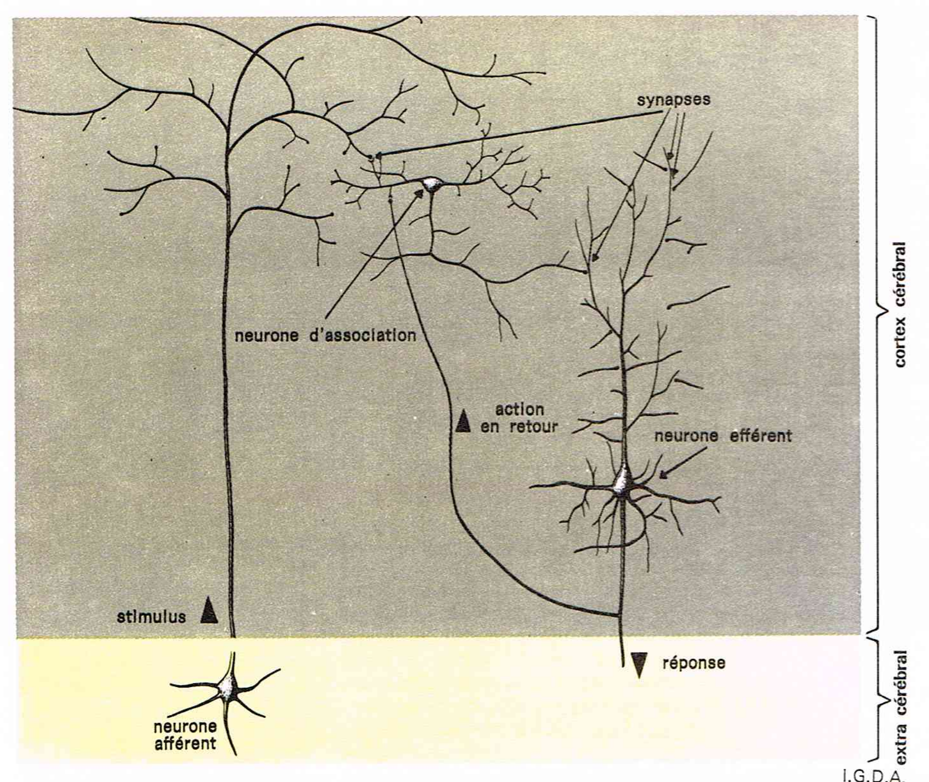
L'aire auditive et les aires vestibulaires sont situées dans la partie supérieure de la première circonvolution temporale, autour de laquelle existe aussi une aire de perception et de reconnaissance.

L'aire visuelle est située dans la région occipitale; chaque point de la rétine se projette sur un point précis de l'écorce; on parle ainsi d'une rétine corticale. Autour de la zone sensorio-visuelle, se trouve une zone d'association où se réalise une synthèse des sensations élémentaires, qui permet d'abord de percevoir les objets puis de les reconnaître. La destruction de cette zone entraîne la cécité verbale : le sujet voit les mots écrits mais n'a plus la faculté d'en comprendre le sens.

Enfin, chez l'homme, il existe des territoires corticaux en rapport avec les activités propres à la personnalité : schéma corporel, émotion, mémoire, langage, etc., aires très larges puisque ces fonctions résultent du rassemblement d'informations issues de provenances diverses.

Des voies associatives complexes entrent en jeu pour transmettre les influx des centres récepteurs aux centres effecteurs à l'origine des courants descendants.

★ *Centres efférents.* La répartition de l'origine des voies efférentes est plus complexe qu'on ne l'a pensé pendant longtemps. Ainsi, on tend à abandonner la division entre système pyramidal et extrapyramidal pour une systématisation plus fonctionnelle. Les centres les mieux connus constituent l'aire pyramidale somato-motrice et commandent les neurones moteurs situés dans les noyaux somato-moteurs des cornes ventrales de la moelle épinière ainsi que dans les noyaux moteurs des nerfs crâniens. Ces centres moteurs se trouvent dans la circonvolution frontale ascendante, ou aire préfrontale, en avant du sillon de Rolando, et chacun correspond à un segment du corps. Leur destruction d'un côté entraîne des phénomènes d'hémiparalysie dans le segment correspondant de l'autre côté du corps, mais pour les seuls



I.G.D.A.

▲ ***Représentation schématique de la propagation d'une impulsion dans le cortex cérébral.***

mouvements volontaires délicats. De plus on connaît, dans le cortex, des aires oculo-motrices et d'autres aires motrices de localisation moins précise, qui commandent des mouvements combinés ou même la suspension des mouvements. Enfin, des aires associatives répondent en de nombreux points à des stimulations.

★ *Voies efférentes.* Dans la voie cortico-spinale ou pyramidale, les fibres les plus grosses sont issues des grandes cellules pyramidales des centres de l'aire préfrontale, d'autres viennent des aires voisines. Notons, pour donner une idée de son importance, que les faisceaux pyramidaux de l'homme groupent environ 2 millions de fibres. La voie pyramidale descend du cortex par la capsule interne, puis dans les pédoncules cérébraux mésencéphaliques, puis à travers les fibres du pont de Varole; dans les pyramides bulbaires, un contingent de fibres croise et fournit le faisceau latéro-dorsal des cordons de la moelle épinière; un autre contingent forme le faisceau ventral, dont les fibres croisent dans les segments successifs de la moelle. Le développement de ces voies cortico-spinales va de pair avec le perfectionnement des commandes corticales. Elles ne sont ni l'instrument unique de la motricité volontaire, ni l'apanage de la seule aire motrice rolandique mais représentent un système moteur « de luxe » au service de la dextérité manuelle.

La voie cortico-rhombencéphalique (ou géniculée), partiellement associée à la voie pyramidale cortico-spinale, rejoint les noyaux somato-moteurs des nerfs crâniens. Ses fibres ont pour origine également l'aire précentrale et les aires voisines du cortex et se groupent en un faisceau dit géniculé (il fait un coude dans la capsule interne), qui passe ensuite dans la partie médio-ventrale des pédoncules cérébraux. Puis elles abandonnent la voie cortico-spinale à divers niveaux pour se distribuer de manière directe ou croisée sur les noyaux moteurs des nerfs crâniens, assurant le contrôle volontaire du mouvement de rotation des yeux (nerfs III, IV, VI) et de la tête (nerf IX), le contrôle de la motricité buccale et, surtout chez l'homme, de la motricité phonatoire (voix).

Les voies cortico-réticulaires émanent aussi des régions frontales et se projettent principalement au niveau du système réticulaire du rhombencéphale, à l'origine des deux voies réticulo-spinales antagonistes : les voies facilitatrice et inhibitrice de la motricité.

Les voies cortico-striaires sont extrêmement nombreuses mais confuses : elles sont souvent polysynaptiques et faites de fibres fines; on les groupait sous le nom de voies extrapyramidales. Leurs fonctions, pourtant fort importantes dans la coordination motrice, sont donc très difficiles à mettre en évidence.

Les voies cortico-cérébelleuses sont très abondantes; elles interviennent dans la régulation nerveuse.

Les voies cortico-colliculaires sont des fibres ayant leur origine dans les aires visuelles du cortex et aboutissant aux tubercules quadrijumeaux antérieurs; elles assurent un contrôle automatique des mouvements conjugués des yeux et de la tête. Chez l'homme, ce faisceau prend une grande importance, alors que les voies de projection directe des afférences visuelles au niveau des tubercules mésencéphaliques s'appauvrissent (il s'agit de fibres à signification réflexe, ainsi que nous l'avons indiqué lors de l'étude du mésencéphale).

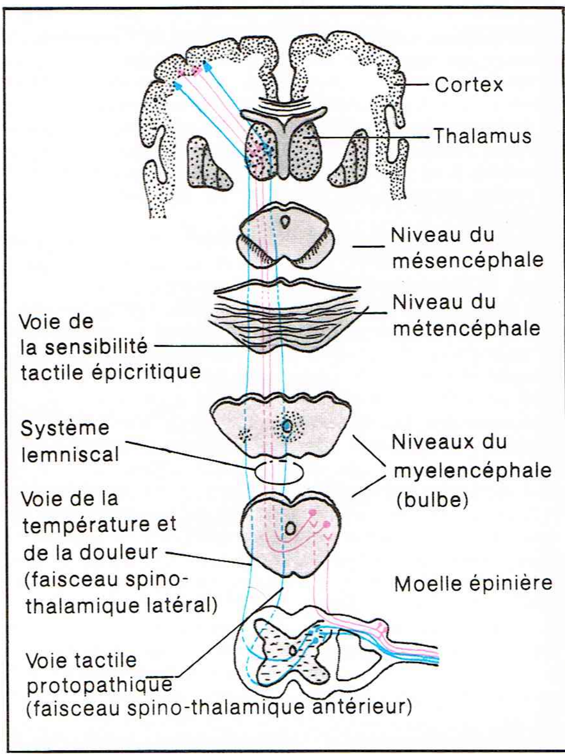
La coordination motrice est un acte central, intégré. Un mouvement met en jeu à la fois des activités réflexes, des activités coordonnées et des activités volontaires.

En réalité, la physiologie du cortex cérébral ne peut pas se réduire au schéma : voies sensorielles — centres localisés à fonction spécifique, sensoriels, associatifs et moteurs — voies motrices. En effet, ces dernières années, les neurophysiologistes ont mis en lumière les projections diffuses (transmises par le système réticulaire ascendant du tronc cérébral et par le système thalamique à projections corticales diffuses) qui envahissent tout le cortex et s'articulent avec des éléments situés dans toutes ses couches. Ces projections non spécifiques ont pour rôle de faciliter ou d'inhiber simultanément l'activité de plusieurs secteurs du cortex ou même de son ensemble. Elles exercent un effet sur l'activité électrique corticale globale, enregistrée dans les électro-encéphalogrammes.

En résumé, l'encéphale des Mammifères est caractérisé par le processus de télencéphalisation. L'afflux de systèmes afférents et efférents dans le néopallium entraîne le développement des systèmes associatifs et la transformation des étages sous-jacents, avec apparition de nouvelles structures. Alors que les différents étages du cerveau d'un non-mammalien peuvent posséder une large autonomie fonctionnelle, chez les Mammifères la majeure partie des activités est contrôlée par le néocortex télencéphalique. La centralisation des activités du névraxe s'affirme au fur et à mesure que l'on s'élève dans l'échelle des Mammifères et atteint son apogée chez l'homme.

Conducteurs

Nous avons vu que les fibres sensibles et motrices cheminaient dans des nerfs; nous avons également indiqué l'origine et la destination des fibres. Il ne reste



Richard Colin

▶ ***Représentation schématique*** **des voies extéroceptives.**

donc qu'à systématiser leur disposition. Suivant leur niveau par rapport au système nerveux central, on distingue les *nerfs spinaux*, ou *rachidiens*, et les *nerfs crâniens*.

Nerfs spinaux

Les nerfs spinaux partent de la moelle épinière de façon symétrique et métamérique, émergeant du canal rachidien entre les vertèbres ; chacun correspond en principe à un myotome ; leur nombre est en rapport avec la longueur de la moelle.

Ils naissent par deux racines : une racine ventrale, constituée de fibres somato-motrices (et viscéro-motrices préganglionnaires chez les Mammifères), une racine dorsale, ganglionnée, somato- et viscéro-sensible (et viscéro-motrice chez les Vertébrés non mammaliens). Ces deux racines s'unissent en un nerf mixte, qui bientôt se divise en un rameau dorsal pour les muscles et la peau du dos, et un rameau ventral, plus important ; de cette branche, dérivent, chez les Tétrapodes, les nerfs destinés aux membres ainsi que le rameau communicant, par lequel les fibres préganglionnaires rejoignent la chaîne sympathique.

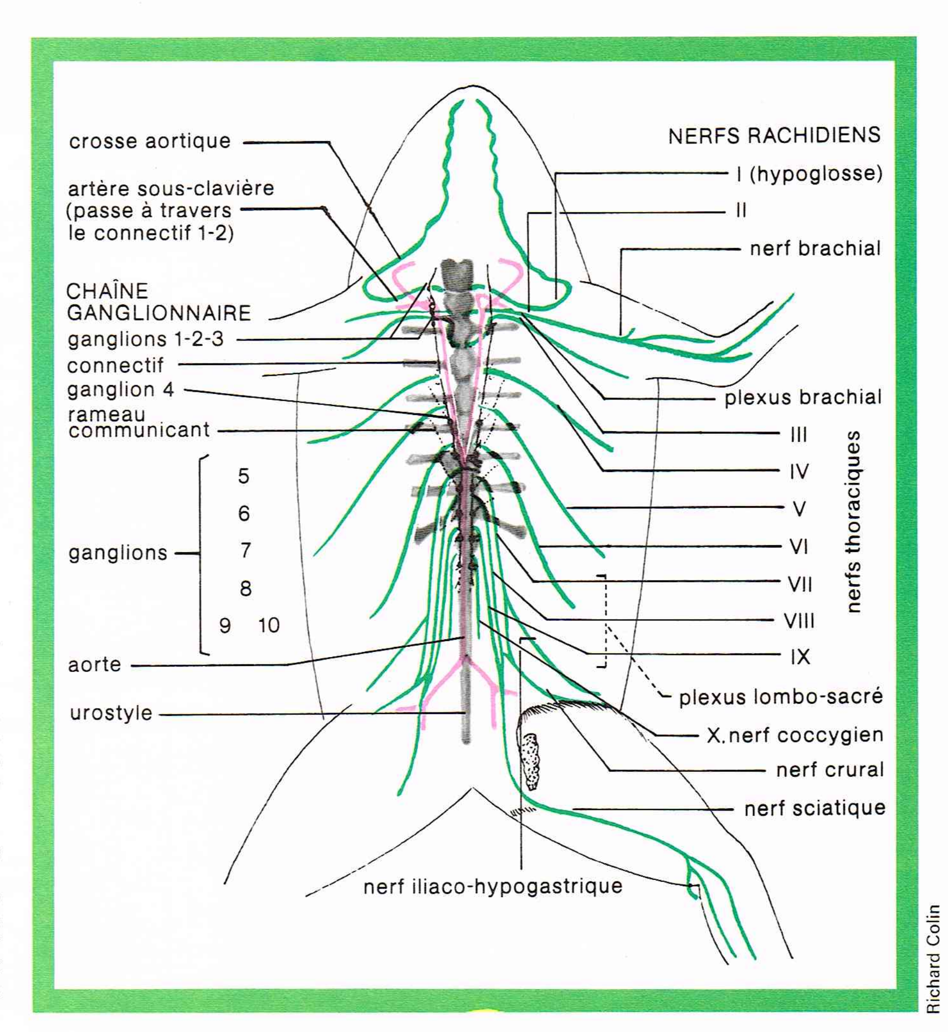
Nerfs crâniens

Les nerfs crâniens partent de différents étages de l'encéphale, principalement du rhombencéphale. Leur disposition présente de nombreuses particularités dues, notamment, à la perturbation de la segmentation au niveau céphalique. Chez les Poissons, les segments céphaliques restent encore bien marqués par la présence des arcs mandibulaires hyoïdiens et branchiaux, séparés par des fentes viscérales. Chez les Tétrapodes, chaque nerf peut encore être attribué à un segment originel ; cependant, comme chaque segment a évolué de façon très différente, la disposition et la constitution des nerfs (composants fonctionnels) sont elles aussi très variables.

D'autre part, les racines nerveuses dorsales et ventrales ne s'unissent pas, comme c'est le cas pour les nerfs rachidiens, de sorte que pour un même segment le nerf dorsal et le nerf ventral sont indépendants et portent deux numéros et deux noms différents ; l'un des deux peut ne pas se former.

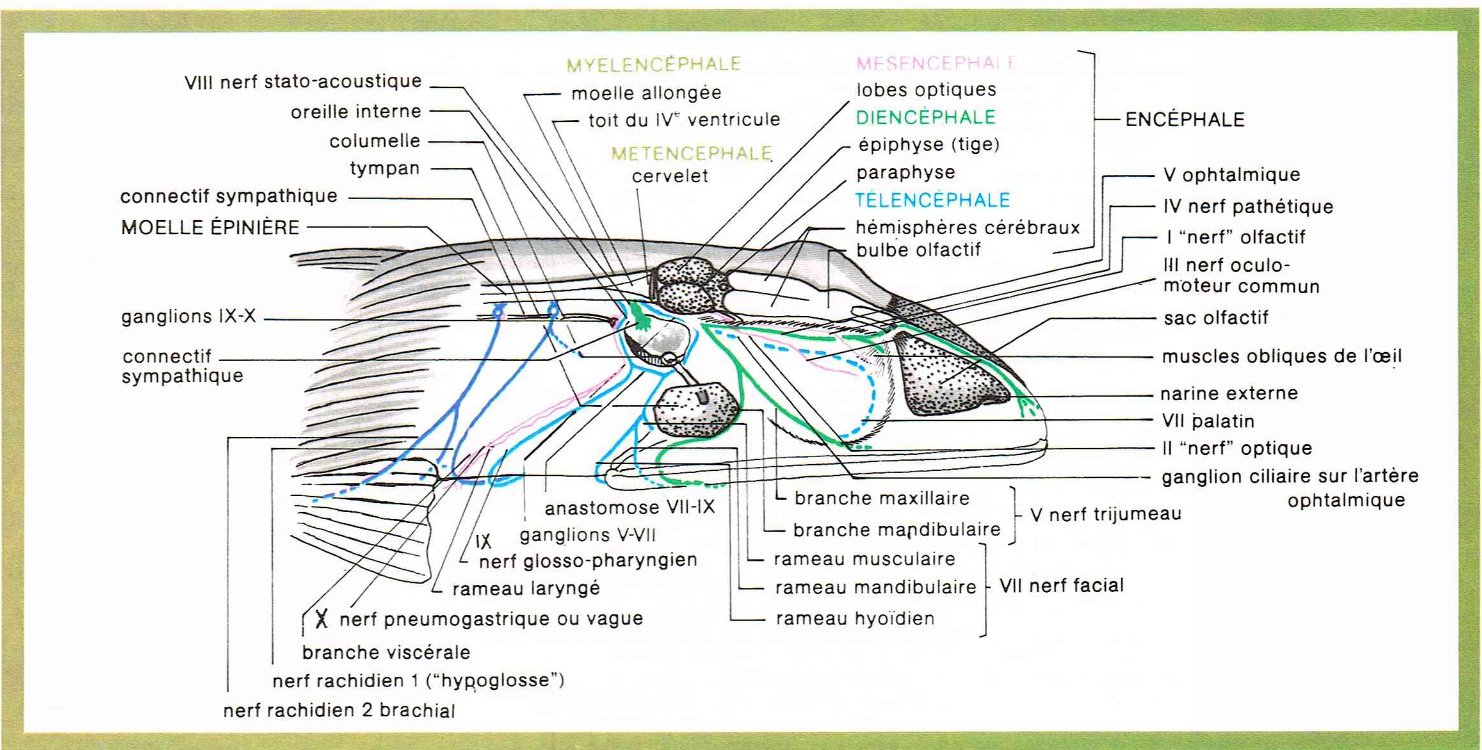
— Les *racines dorsales*, mixtes, contiennent :

- des *fibres somato- et viscéro-afférentes, sensibles*, dont les cellules d'origine sont dans un ganglion crânien ;
- des *fibres viscéro-efférentes*, dont les cellules d'origine sont centrales ; on y distingue des fibres viscéro-motrices (spéciales), destinées à l'innervation de



▲ ***Représentation schématique des nerfs rachidiens et de la chaîne sympathique d'un Amphibien (grenouille).***

▼ ***Représentation schématique de la disposition des nerfs crâniens chez une grenouille.***



Richard Colin

SEGMENTS	NIVEAU D'ÉMERGENCE	NERFS et BRANCHES	TERRITOIRE INNERVE et COMPOSANTS FONCTIONNELS — POISSON SÉLACIEN		MAMMIFÈRE	
— — **Prémandibulaire**	Bulbe olfactif Diencéphale Mésencéphale	I olfactif II optique III oculo-moteur commun V_1 profond	épithélium nasal rétine muscles oculo-moteurs + fibres préganglionnaires (œil) région oculaire	SS SS SM VM SS	épithélium nasal rétine muscles oculo-moteurs + fibres préganglionnaires (œil) soudés à l'ophtalmique superficiel	SS SS SM VM
Mandibulaire ou viscéral I	Rhombencéphale	IV pathétique V_2 {opht superficiel-maxillaire V_3 mandibulaire trijumeau (ganglion semi-lunaire)	muscle oblique supérieur peau du museau peau mâchoire sup. {musculature mandibulaire peau mâchoire inf.	SM SS SS VM* SS	oblique supérieur peau du museau et région oculaire + muqueuse de la voute buccale musculature masticatrice + muqueuse plancher buccal (→ n. lingual)	SM SS SS VM* SS
Hyoïdien ou viscéral II		VI oculo-moteur externe opht. superficiel prétrématique VII facial (ggl. géniculé) post. trématique	muscle droit externe bourgeons gustatifs + n. latéral → n. palatin bourgeons gustatifs + n. latéral {hyoïdien : muscles + n. latéral-mandib. interne bourgeons gustatifs	SM VS SS VS SS VM* SS VS	droit externe → grand n. pétreux → fibres ganglionnaires (gl. lacrymales) musculature faciale corde du tympan → fibres gustatives du nerf lingual → fibres préganglionnaires (gl. salivaires)	SM VM VM* VS VM
		VIII stato-acoustique (ganglions)	oreille interne	SS	vestibule cochlée	SS SS
Branchial 1 ou viscéral III		IX glosso-pharyngien (ganglions) prétrém pharyngien post-trém	{bourgeons gustatifs {1ᵉ arc branchial muqueuse pharynx	VS VS VM* VS	— cavité tympanique musc. larynx papilles gustatives langue postérieure → fibres prégangl. (parotide)	VM* VS VM
Branchiaux 2-3-4-5 ou viscéraux IV, V, VI, VII		X vague (ganglions) 1-2-3-4 {prétrém post-trém viscéral latéral	musculature branchiale → fibres préganglionnaires (viscères) ligne latérale	VS VM* VS VM VS SS	muscles laryngés et hyoïdiens → fibres préggl. (viscères)	VM* VM VS
Post-branchiaux	moelle épinière	XI (origine spinale et individualisé du X) spinal	—		muscles du cou	VM*
		XII hypoglosse	nerfs spinaux occipitaux-muscles hypobranchiaux	SM	musculature linguale	SM

en noir : faux nerf (sensibles)
en vert : nerfs sensibles correspondant à des racines dorsales
en bleu : nerfs mixtes correspondant à des racines dorsales
en rouge : nerfs moteurs correspondant à des racines ventrales

SS : somato-sensible } *afférents*
VS : viscéro-sensible }
VM : viscéro-moteur (système parasympathique
VM : viscéro-moteur spécial (musculature d'origine viscérale, mais striée)*
SM : somato-moteur

muscles branchiaux ou mandibulaires (d'origine viscérale mais striés), et des fibres viscéro-efférentes préganglionnaires du système parasympathique (voir le système autonome), qui vont se relayer dans un ganglion autonome.

Les racines dorsales se divisent en plusieurs rameaux : un rameau typiquement prétrématique, c'est-à-dire passant en avant de la fente viscérale correspondante, un post-trématique et un pharyngien.

— Les *racines ventrales* comportent uniquement des fibres somato-motrices destinées aux muscles oculomoteurs qui sont, avec la musculature de la langue des Vertébrés supérieurs, les seuls muscles d'origine somitique.

De plus, il faut remarquer qu'avec le passage de la vie aquatique à la vie terrestre, certains nerfs spéciaux aux Poissons disparaissent (les nerfs du système latéral), tandis que d'autres se développent. Avec l'agrandissement du crâne chez les Vertébrés supérieurs, la première paire de nerfs spinaux devient crânienne. Enfin, les deux premiers nerfs crâniens, qui sont en réalité des prolongements encéphaliques et non pas des nerfs véritables, ne correspondent pas à un segment.

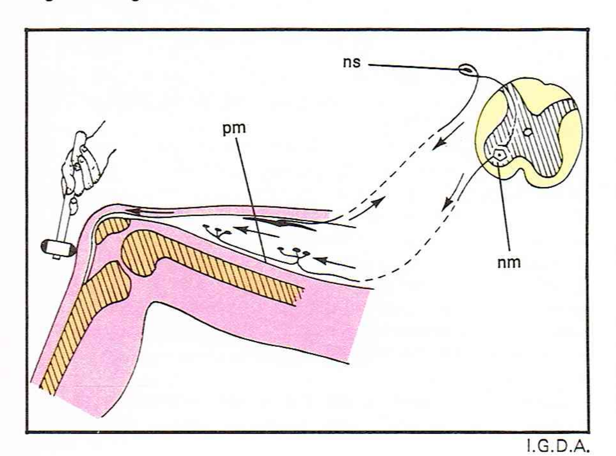
En résumé, les nerfs crâniens sont tous différents les uns des autres. Il y en a dix paires chez les Poissons et douze paires chez les Mammifères. Leur numérotation n'a qu'une valeur pratique; leur dénomination est copiée sur celle de l'anatomie humaine.

Le tableau ci-contre donne une idée de la répartition des fibres dans les nerfs crâniens et de leurs destinations. Il n'est pas possible ici de décrire en détail leurs trajets; cependant, tout en observant que l'organisation fondamentale des nerfs crâniens est constante chez les Vertébrés il faut faire quelques remarques à propos de certains aménagements fonctionnels des nerfs VII et X.

La branche du nerf VII qui innerve la musculature de l'arc hyoïdien chez les Poissons prend une importance différente chez les Mammifères : cette musculature a envahi la face (muscles de la mimique), ce qui vaut au nerf VII l'appellation de facial.

Les rameaux sensibles du nerf VII des Poissons se réduisent chez les Mammifères, à cause de la disparition du système latéral et de la concentration des bourgeons gustatifs sur la langue : la branche palatine devient le grand nerf pétreux qui contient des fibres préganglionnaires du système parasympathique destinées à l'innervation des glandes de la face, en particulier des glandes lacrymales.

La branche mandibulaire interne, qui prend le nom de corde du tympan parce qu'elle traverse la cavité tympanique, va, chez les Mammifères, rejoindre la branche linguale du nerf mandibulaire V, apportant des fibres viscéro-sensibles pour les papilles gustatives de la région antérieure de la langue, ainsi que des fibres préganglionnaires destinées à l'innervation des glandes salivaires. Chez les Tétrapodes, avec la disparition de l'appareil branchial, les rameaux branchiaux du vague se réduisent considérablement. Les fibres viscéro-motrices et quelques fibres viscéro-sensibles vont innerver la musculature du larynx (région dérivée des arcs branchiaux). Le rameau viscéral devient prépondérant avec des fibres viscéro-motrices préganglionnaires et des fibres viscéro-sensibles destinées aux viscères : cœur, poumons, organes digestifs.



▲ *Représentation schématique du mécanisme du* **réflexe patellaire**; *ns, neurone sensitif; nm, neurone moteur; pm, plaque motrice.*

Répartition des nerfs crâniens d'après leur nature et leur fonction	
"FAUX NERFS"	I. Olfactif II. Optique — purement somato-sensibles
NERFS MOTEURS	III. Oculo-moteur commun IV. Trochléaire ou pathétique VI. Oculo-moteur externe XI. Spinal ou accessoire XII. Hypoglosse
NERFS MIXTES	V. Trijumeau VII. Facial IX. Glossopharyngien X. Pneumogastrique ou vague
NERFS SENSIBLES	VIII. Stato-acoustique Latéral (fibres avec VII et X chez les Poissons).

▲ *Répartition des nerfs crâniens.*

◄ *Page ci-contre, tableau de la répartition des nerfs crâniens chez les Sélaciens et chez les Mammifères.*

Système nerveux autonome

Système régulateur de la vie végétative, le système nerveux autonome est un ensemble complexe qui innerve la musculature lisse non volontaire des viscères, des vaisseaux et du tissu sécrétoire des glandes. Il assure la régulation des fonctions dites végétatives : fonctions circulatoire, respiratoire, digestive, de reproduction, endocrinienne, métabolique, etc., et prend part au comportement de l'individu. Il atteint son maximum de développement chez les Mammifères. Ce système n'est en fait pas autonome, car il est intimement lié au système cérébro-spinal; les connexions centrales peuvent être telles que les deux systèmes sont associés au déroulement de certains actes physiologiques.

Le système nerveux autonome est essentiellement un système efférent, viscéro-moteur. Cependant, on reconnaît maintenant l'existence de fibres afférentes autonomes dont le trajet est mal connu, mais qui semblent nécessaires pour constituer des arcs réflexes végétatifs complets.

Organisation du système nerveux autonome

Des considérations anatomiques et fonctionnelles, qui seront précisées plus loin, permettent de distinguer deux systèmes autonomes : le *sympathique* (ou *orthosympathique*) et le *parasympathique*. Chacun d'eux comporte une série de centres axiaux et une partie périphérique efférente.

Partie périphérique

La caractéristique essentielle du système autonome périphérique est la présence, à chaque niveau, de *deux neurones* placés bout à bout et articulés entre eux par une synapse siégeant dans un ganglion : le premier, le neurone préganglionnaire, prend naissance dans le névraxe; le second, le neurone postganglionnaire, ou sympathique, prend naissance dans un ganglion situé

▼ *Schématisation du système nerveux autonome d'un Mammifère et de ses relations avec les organes viscéraux; en bleu, les neurones cholinergiques; en rouge, les neurones adrénergiques; en vert, les neurones afférents; les lignes continues représentent les fibres préganglionnaires, les pointillés les fibres postganglionnaires; noc, nerf oculo-moteur commun; nfc, nerf facial; ngl, nerf glosso-pharyngien; nva, nerf vague; ic, iris et muscles ciliaires; gc, ganglion ciliaire; ntb, niveaux mésencéphalique et rhombencéphaliques; gl, glandes lacrymales; gsf, ganglion sphénopalatin; gsl, glande sub-linguale; gsm, glande sous-maxillaire; gpa, glande parotide; go, ganglion otique; cu, cœur; tr, trachée; fe, foie, voies biliaires et pancréas; mi, rate; gce, ganglion cœliaque; ngs, nerf splanchnique antérieur; st, estomac; re, rein et uretère; mids, médullo-surrénale; nps, nerf splanchnique postérieur; co, côlon distal; ve, vessie urinaire; gms, ganglion mésentérique supérieur : ret, rectum; gmi, ganglion mésentérique inférieur; gee, organes génitaux externes; fpa, rameaux destinés aux vaisseaux sanguins, aux follicules des membres inférieurs et aux viscères; ggc, ganglion géniculé; orm, oreille moyenne; gpt, ganglion pétreux; lu, luette; tpn, amygdale palatine; lin, langue; gan, ganglion jugulaire; po, poumon; nfr, nerf phrénique; dia, diaphragme; int, intestin grêle; ut, utérus; sfu, sphincter urinaire; ov, ovaire; affv, afférences viscérales et fibres segmentaires adrénergiques et cholinergiques allant vers les vaisseaux sanguins, les glandes sudoripares et les follicules pileux; mid, mit, mil, mis, régions cervicale, thoracique, lombaire et sacrée de la moelle épinière.*

I.G.D.A.

hors du névraxe. La fibre préganglionnaire est myélinisée (blanche); la fibre sympathique n'a qu'une mince lame de myéline (grise).

— *Le système sympathique*

Les neurones préganglionnaires prennent naissance dans les régions thoracique et lombaire de la moelle. Leurs cellules sont situées dans la région latéro-dorsale des cornes ventrales. Les axones s'engagent dans les racines spinales (ventrales chez les Mammifères) puis rejoignent, par les rameaux communicants blancs, des amas ganglionnaires situés de part et d'autre de la moelle, les *ganglions sympathiques paravertébraux,* qui sont généralement disposés en files et unis entre eux par des connectifs, formant une chaîne ganglionnaire paravertébrale.

Au niveau de ces ganglions, plusieurs possibilités se présentent :

● Les fibres préganglionnaires peuvent faire synapse; les neurones sympathiques prennent naissance et leurs axones, passant par le rameau communicant gris, rejoignent le rameau ventral du nerf rachidien. Ces fibres vont innerver les muscles lisses des capillaires de la peau (rôle vasomoteur), les glandes cutanées, en particulier sudoripares, et les muscles érecteurs des poils.

● Les fibres ganglionnaires traversent le ganglion sans se relayer et poursuivent leur course, soit par les connectifs pour relayer à des étages différents de la chaîne, soit jusqu'à des *ganglions préviscéraux,* où prennent naissance les neurones postganglionnaires qui vont innerver les muscles lisses des organes viscéraux et les glandes; dans ce dernier cas, la complication vient du fait que de nombreuses fibres issues de niveaux différents se rejoignent, constituent des nerfs sympathiques, splanchniques, et forment des plexus dans les mailles desquels sont logés les ganglions (cœliaque et mésentériques).

Les cellules de la médullo-surrénale représentent un cas particulier de cellules ganglionnaires qui ont migré et se sont transformées; elles sont caractérisées par la présence de granulations protéiques qui fixent les sels de chrome, d'où leur nom de *cellules chromaffines;* elles reçoivent leur innervation de fibres préganglionnaires faisant partie du nerf splanchnique et sécrètent de l'adrénaline ou de la noradrénaline (précurseur de l'adrénaline). On trouve aussi, en dehors de la surrénale, des amas chromaffines, ou paraganglions, également sécréteurs d'adrénaline.

Dans la région cervicale de la moelle, il n'y a pas d'émergences préganglionnaires; toutefois, les ganglions sympathiques cervicaux groupés reçoivent des fibres des premiers segments thoraciques, et leurs fibres postganglionnaires rejoignent d'autres fibres sympathiques ou parasympathiques. De même, dans les derniers segments lombaires, les ganglions sympathiques reçoivent leurs afférences de neurones préganglionnaires précédents, et leurs fibres sympathiques s'entremêlent avec les fibres du parasympathique pelvien. Cela donne une idée de l'enchevêtrement des fibres pré- et postganglionnaires du système autonome.

— *Le système parasympathique*

Il se divise en deux régions : crânienne et pelvienne.

● Dans le *parasympathique crânien,* les neurones préganglionnaires prennent naissance dans le mésencéphale et le rhombencéphale; leurs fibres empruntent les nerfs crâniens III, VII, IX et surtout X (nerf vague). Les ganglions-relais sont situés au contact des organes innervés ou dans leur paroi (ganglions viscéraux), parfois très loin des centres; les fibres préganglionnaires peuvent donc être très longues et les fibres postganglionnaires très courtes.

Ainsi, les fibres préganglionnaires du nerf vague, très importantes chez les Tétrapodes, vont se relayer sur des cellules ganglionnaires dispersées dans des plexus, cardiaque, pulmonaire, et des parois des viscères.

● Dans *le parasympathique pelvien,* les neurones préganglionnaires prennent naissance dans la région sacrée de la moelle; leurs fibres s'unissent en un nerf pelvien, et les neurones postganglionnaires situés dans des plexus atteignent le rectum, la vessie, l'utérus et les organes génitaux externes.

Centres axiaux

Le système nerveux autonome est commandé par des centres qui ne sont pas toujours bien individualisés.

Dans la moelle épinière, se situent des centres mettant en jeu la vasomotricité, l'érection des poils, la sudation, ainsi que des centres cardio-accélérateurs et génito-urinaires; dans le rhombencéphale, il existe des centres respiratoire, vasomoteur, cardiaque.

Mais les centres coordinateurs des fonctions autonomes assurant une bonne régulation du milieu intérieur se situent spécialement dans l'hypothalamus : ce sont les noyaux végétatifs et tout le complexe hypothalamo-hypophysaire, que l'on ne peut pratiquement pas séparer de l'ensemble du névraxe, puisque cette région représente un carrefour anatomique et fonctionnel muni de nombreuses afférences et efférences. C'est par l'intermédiaire de cette région que s'établissent les relations entre les systèmes nerveux et endocrinien. Enfin, la représentation du système autonome dans le cortex cérébral constitue un problème complexe, encore loin d'être résolu.

Physiologie

L'étude de l'organisation du système autonome laisse présager la complexité de son fonctionnement et de son rôle.

Médiateurs chimiques

Tout d'abord, la transmission de l'influx entre les terminaisons des fibres postganglionnaires et les effecteurs nécessite, comme au niveau des synapses neuromusculaires somatiques, un médiateur chimique. Or, en ce qui concerne le système autonome, il y a deux médiateurs : l'acétylcholine pour le système parasympathique et la noradrénaline pour le système sympathique, à quelques exceptions près. On distingue donc fonctionnellement, suivant la nature du médiateur, des fibres *cholinergiques* et des fibres *adrénergiques* et on appelle *sympathico-* ou *parasympathicomimétiques* les substances dont l'administration est suivie de réactions analogues à celles de l'excitation des fibres de l'un ou l'autre système.

La transmission synaptique entre les neurones pré- et postganglionnaires, au niveau des ganglions, a pour médiateur l'acétylcholine. Au niveau de la médullo-surrénale et des amas chromaffines, on retrouve ce médiateur, ce qui prouve bien que les cellules chromaffines sont équivalentes de cellules ganglionnaires; c'est l'acétylcholine libérée par les fibres du nerf splanchnique qui est responsable de leur sécrétion d'adrénaline : l'action de la médullo-surrénale est sympathicomimétique.

Fonctions du système autonome

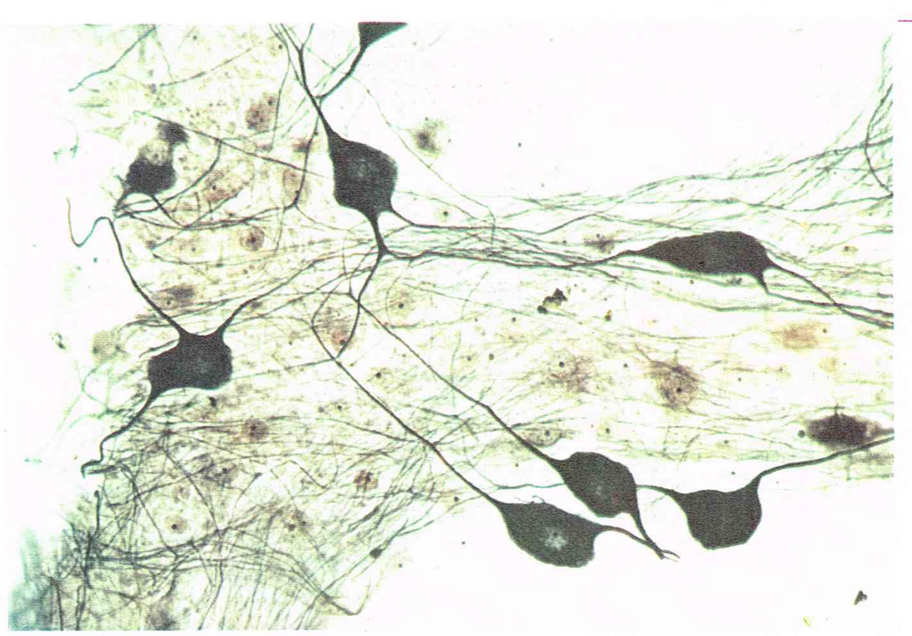
La répartition des fonctions entre le sympathique et le parasympathique est difficile à établir. On pensait que les organes étaient innervés par chacun des deux systèmes, agissant de façon antagoniste : on supposait, par exemple, que l'accélération du rythme cardiaque s'effectuait par le sympathique, la modération par le parasympathique. En fait, cette conception doit être très nuancée : certains organes ne reçoivent qu'une innervation et un même système peut agir tantôt comme accélérateur, tantôt comme inhibiteur. D'autre part, suivant les circonstances, l'un ou l'autre système peut être sollicité, suivant la cause, pour une même action. C'est ainsi que la fermeture de la pupille qui se produit lorsque l'œil reçoit de la lumière et sa dilatation à l'obscurité sont contrôlées par le seul parasympathique. Par contre, c'est une stimulation du sympathique qui provoque la dilatation de la pupille sous l'effet d'une émotion ou de la colère.

— Les *fonctions du parasympathique* consistent dans l'ensemble à « conserver les ressources de l'organisme ». Le parasympathique stimule les sécrétions salivaires et gastro-intestinales et les réflexes conditionnés. L'adaptation de la fréquence cardiaque aux besoins de la circulation se fait pratiquement par son intermédiaire (des ganglions du parasympathique sont étroitement associés au tissu nodal du muscle cardiaque). Enfin, le parasympathique pelvien contrôle les phénomènes d'évacuation de la vessie et du rectum.

— Les *fonctions du sympathique* sont moins localisées. Sa stimulation entraîne essentiellement la hausse de tension, la sudation, l'horripilation; il joue donc un rôle important dans la régulation de la pression artérielle (vasoconstriction, et vasodilatation par inhibition du tonus constricteur) et dans la lutte contre la chaleur; l'éjaculation est sous la dépendance du sympathique lombaire. Ce qui caractérise l'action du sympathique est sa tendance à entrer en activité comme un tout, conduisant à des décharges sympathiques généralisées, auxquelles participe la médullo-surrénale, qui surviennent principalement au cours de circonstances critiques, telles que la douleur, le froid, la colère, les émotions, etc.

Ainsi, plutôt qu'un antagonisme, c'est un état d'équilibre complémentaire qui s'établit entre les deux systèmes.

En conclusion, on doit reconnaître que, malgré les connaissances approfondies que nous avons maintenant des divers aspects du système nerveux et les nombreux travaux qu'il suscite, bien des mécanismes nous échappent encore. Plus une fonction nerveuse est perfectionnée, plus elle est réglée par une série de mécanismes en cascade, eux-mêmes soumis à des influences nerveuses et hormonales différentes. Des fonctions telles que le sommeil et, plus encore, la mémoire sont extrêmement difficiles à localiser. Rappelons que le fonctionnement cohérent du système nerveux est dû à l'incroyable activité des synapses. Si des mouvements réflexes nécessitent des processus complexes, que dire de la pensée et de l'intelligence ?



B. Graf

▲ ***Plexus mésentérique de chat : des fibres appartenant aux systèmes sympathique et parasympathique forment des plexus dans les mailles desquels se logent les cellules ganglionnaires dont les fibres innervent la paroi de l'intestin.***

▼ ***Tableau des composants du système* parasympathique crânien.**

PARASYMPATHIQUE CRÂNIEN		
Nerfs crâniens avec lesquels cheminent les fibres préganglionnaires	Relais ganglionnaires	Territoires innervés
III	ganglion ciliaire	muscles constricteurs de l'iris muscles ciliaires accommodateurs
VII	ganglion sphéno-palatin ganglion sous-maxillaire ganglion sublingual	glande lacrymale glande sous-maxillaire glande sublinguale
IX	ganglion otique	glande parotide
X	cellules ganglionnaires dispersées dans les plexus : laryngé cardiaque pulmonaire solaire de Meissner et d'Auerbach	muscles du larynx muscles cardiaques muscle du poumon musculature de l'estomac musculature de l'intestin

ENDOCRINOLOGIE DES INVERTÉBRÉS

Il semble que tous les Invertébrés possèdent des glandes endocrines, mais celles-ci peuvent être réduites à de simples cellules neurosécrétrices ; elles régulent (par inhibition ou activation) la croissance, la reproduction, l'équilibre hydrominéral et, parfois, la coloration de ces animaux. Il est difficile, dans l'état actuel de nos connaissances, de donner un aperçu global et synthétique du problème, car il est impossible de faire correspondre entre elles les glandes endocrines des animaux appartenant à des embranchements différents. Il faut cependant souligner que de nombreuses hormones ont des actions antagonistes sur la croissance et la reproduction.

Cœlentérés

L'hydre d'eau douce a des cellules neurosécrétrices, situées autour de la bouche et à la base des tentacules. En activité, ces cellules favorisent la multiplication asexuée (par bourgeonnement) et inhibent la reproduction sexuée. Tous les facteurs externes qui commandent l'apparition de la reproduction sexuée (basse température, photopériode courte, jeûne, taux de CO_2 élevé) rendent les cellules neurosécrétrices inactives. La strobilisation chez les Scyphozoaires serait aussi commandée par des neurosécrétions.

Plathelminthes

Les Plathelminthes possèdent des cellules neurosécrétrices situées dans la partie postérieure des ganglions cérébroïdes et dans la partie antérieure des nerfs longitudinaux. L'activité de ces cellules est nécessaire à la régénération de ces animaux (Turbellariés). Elles interviendraient aussi dans leur reproduction : en effet, certains auteurs ont noté une concordance entre l'apparition des grains de neurosécrétion et les cycles de reproduction. Elles sont indispensables à la formation des proglottis à partir du scolex chez *Hymenolepis diminuta* (Cestodes).

Némertes

Les Némertes possèdent un organe cérébral composé d'éléments nerveux et glandulaires, plus ou moins étroitement associés. En activité, les cellules neurosécrétrices inhibent la maturation des gonades et le développement des caractères sexuels secondaires. L'organe cérébral sécréterait, en plus, une hormone réglant l'équilibre hydrominéral de ces animaux.

Les mâles possèdent, associée aux testicules, une glande « androgène » qui, implantée chez une femelle non mature, est capable de la masculiniser ; cette glande jouerait un rôle important dans la différenciation des sexes.

Nématodes

Des éléments neurosécréteurs sont situés dans l'anneau périœsophagien et dans les ganglions qui y sont associés. Il y a concordance entre le cycle de mue et l'apparition des grains de sécrétion dans les cellules neurosécrétrices. Leur activité est nécessaire à l'apparition du liquide de mue et à l'ecdysis, mais non au dépôt de la cuticule.

Annélides

Les Annélides possèdent des cellules neurosécrétrices situées dans les ganglions cérébroïdes et dans certains ganglions de la chaîne nerveuse ventrale.

— *Polychètes*

Une neurohormone provenant des ganglions cérébroïdes inhibe la maturation des gamètes et active la croissance de ces animaux (elle permet parfois leur régénération, dans le cas où ils ont été amputés). L'arrêt de l'activité des cellules neurosécrétrices à la maturité sexuelle se traduit, chez certains Vers (Néréidiens), par l'apparition de formes épitoques et, dans tous les cas, par la croissance rapide des ovocytes présents dans le cœlome.

— *Oligochètes*

A l'inverse de ce qui se passe chez les Polychètes, les neurosécrétions sont nécessaires à l'activité des gonades et à la différenciation des caractères sexuels secondaires. Certaines des neurosécrétions empêcheraient ces Vers d'entrer en diapause et seraient nécessaires pour toute régénération. Certaines interviendraient dans leur équilibre hydrominéral, en diminuant la perméabilité des parois et en influençant les mécanismes de transfert des ions. Enfin, il semble que les ganglions cérébroïdes sécrètent un facteur hyperglycémique.

— *Hirudinés*

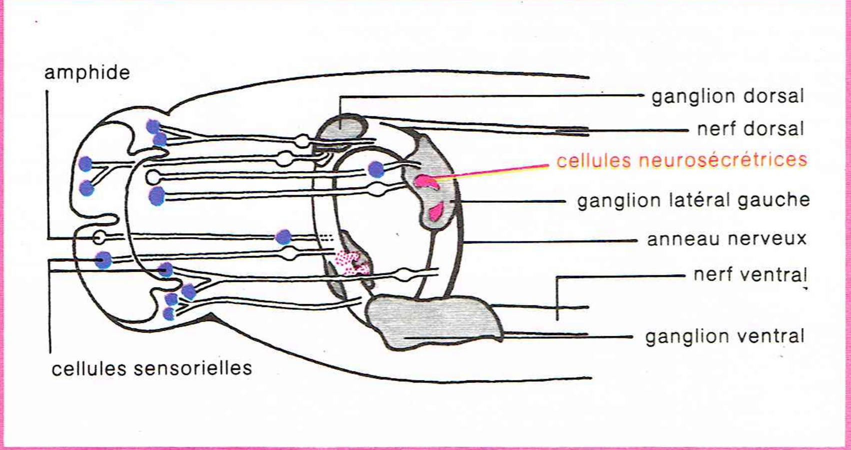
Les cellules neurosécrétrices produisent une hormone gonadotrophique, indispensable à la division réductionnelle des gonies.

Mollusques

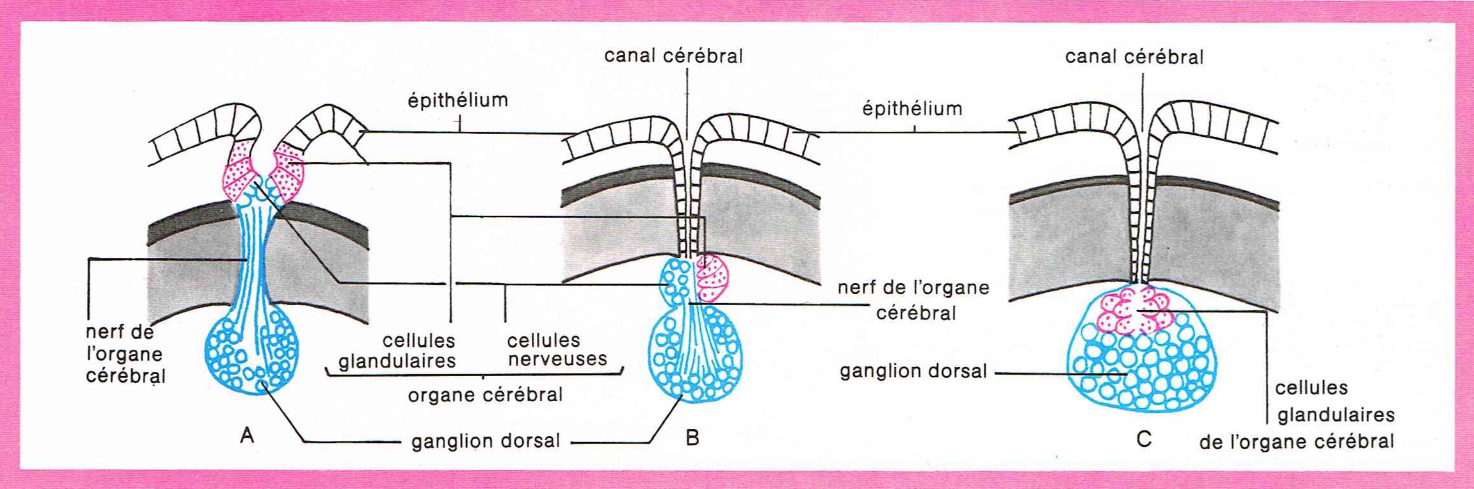
— *Gastéropodes*

Les Gastéropodes possèdent des cellules neurosécrétrices dans toutes leurs masses ganglionnaires, dans les organes glandulaires situés à la surface dorsale de leur ganglions cérébroïdes et dans leurs tentacules optiques. Les neurosécrétions sont très diverses ; elles contrôlent le développement des tractus reproducteurs et l'activité des gonades. Ainsi, trois hormones ont pu être mises

▼ *En haut, système nerveux antérieur du Nématode* **Ascaris lumbricoides.** *Les cellules neurosécrétrices sont situées dans les ganglions latéraux (les cellules sensorielles se colorent comme des cellules neurosécrétrices).* *En bas,* **organes cérébraux** *chez les Némertes : A, l'organe cérébral est à la surface de l'épithélium ; il communique avec le ganglion dorsal par un nerf ; B, l'organe cérébral est interne et accolé au ganglion dorsal ; C, l'organe cérébral et le ganglion dorsal ne font qu'un.*



Richard Colin



Richard Colin

en évidence chez *Patella vulgata :* l'une, provenant des tentacules oculaires, a une action inhibitrice sur le développement des testicules ; une autre, provenant des ganglions cérébroïdes, est nécessaire à la spermatogenèse ; la troisième permet la vitellogenèse. Les cycles reproducteurs successifs de l'appareil génital (hermaphrodisme) sont commandés par les taux variables de ces trois hormones.

Il est impossible de résumer de façon générale le fonctionnement endocrine des Gastéropodes. Le même organe peut produire des hormones différentes quand on passe d'une espèce à l'autre : ainsi, les tentacules oculaires de *Patella vulgata* inhibent la spermatogenèse, alors que ceux d'*Arion* ou de *Limax* l'activent. Des cellules neurosécrétrices situées dans les ganglions viscéraux commandent la ponte chez *Aplysia californía*. D'autres neurosécrétions (originaires des ganglions pleuraux) interviendraient dans l'équilibre hydrominéral de ces animaux.

— *Céphalopodes*

Des cellules neurosécrétrices sont situées dans les glandes optiques ; elles produisent une hormone gonadotrophique.

Échinodermes

Les nerfs radiaux des étoiles de mer produisent une hormone (polypeptide de faible poids moléculaire : 2 100 à 4 800), qui, libérée dans le milieu ambiant, induit la production de méthyl-1-adénine par les cellules folliculaires des gonades ; ce composé stimule la maturation des ovocytes et déclenche la libération des gamètes mâles et femelles.

Arthropodes

— *Insectes*

Les Insectes ont un système endocrine très complet, composé de quatre glandes principales : des cellules neurosécrétrices situées dans la région médiane (la *pars intercerebralis*) des ganglions cérébroïdes, les *corpora cardiaca* (qui sécrètent leurs propres hormones mais servent aussi à stocker les neurosécrétions provenant des ganglions cérébroïdes), les *corpora allata* et la *glande prothoracique*. Il existe, en plus de ces principaux organes, des cellules neurosécrétrices dans tous les ganglions de la chaîne nerveuse ventrale ; associées à des glandes neurohémales, elles forment des *organes périsympathétiques*.

Les glandes interviennent dans la croissance et la mue : la *pars intercerebralis* sécrète une hormone *(hormone thoracotrope)* qui, après avoir été stockée dans les *corpora cardiaca,* est libérée dans l'hémolymphe. Celle-ci stimule la glande prothoracique qui sécrète de l'ecdysone, hormone commandant la mue. Le caractère larvaire ou imaginal de la mue est sous la dépendance de l'hormone juvénile sécrétée par les *corpora allata ;* la métamorphose est causée par un arrêt de fonctionnement de ces glandes.

Les sécrétions des *corpora allata* commandent, chez les adultes, la différenciation des glandes annexes (que ce soit chez le mâle ou la femelle) ; elles interviennent aussi dans la vitellogenèse, réglant la mobilisation des métabolites qui vont être stockés dans les œufs. Elles interviendraient aussi dans les phénomènes de diapause.

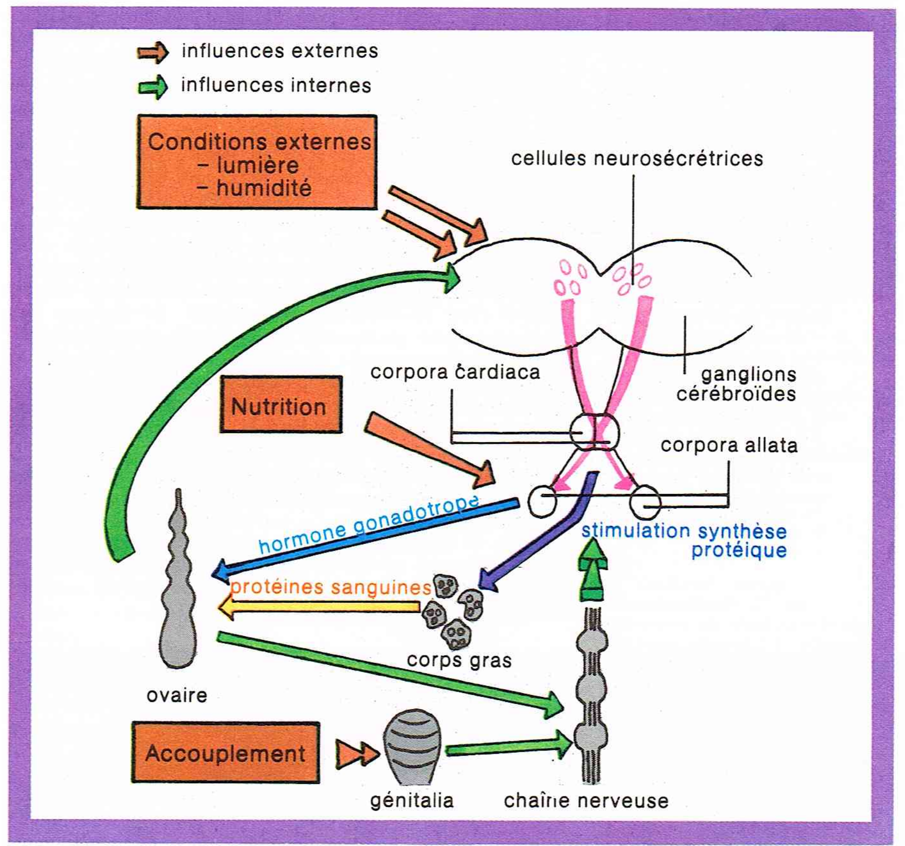
Les cellules neurosécrétrices des ganglions mésothoraciques et, parfois, des ganglions cérébroïdes produisent une hormone qui régule l'équilibre hydrominéral des Insectes.

Les *corpora cardiaca* sécrètent une hormone qui augmente la fréquence et l'amplitude des battements du cœur ; ils produisent aussi un facteur qui tend à faire augmenter la concentration de l'hémolymphe en sucre (facteur hyperglycémique).

Les ganglions cérébroïdes et, parfois, le premier ganglion abdominal contiennent des cellules neurosécrétrices produisant la *bursicon,* hormone qui intervient dans le tannage de la cuticule.

— *Crustacés*

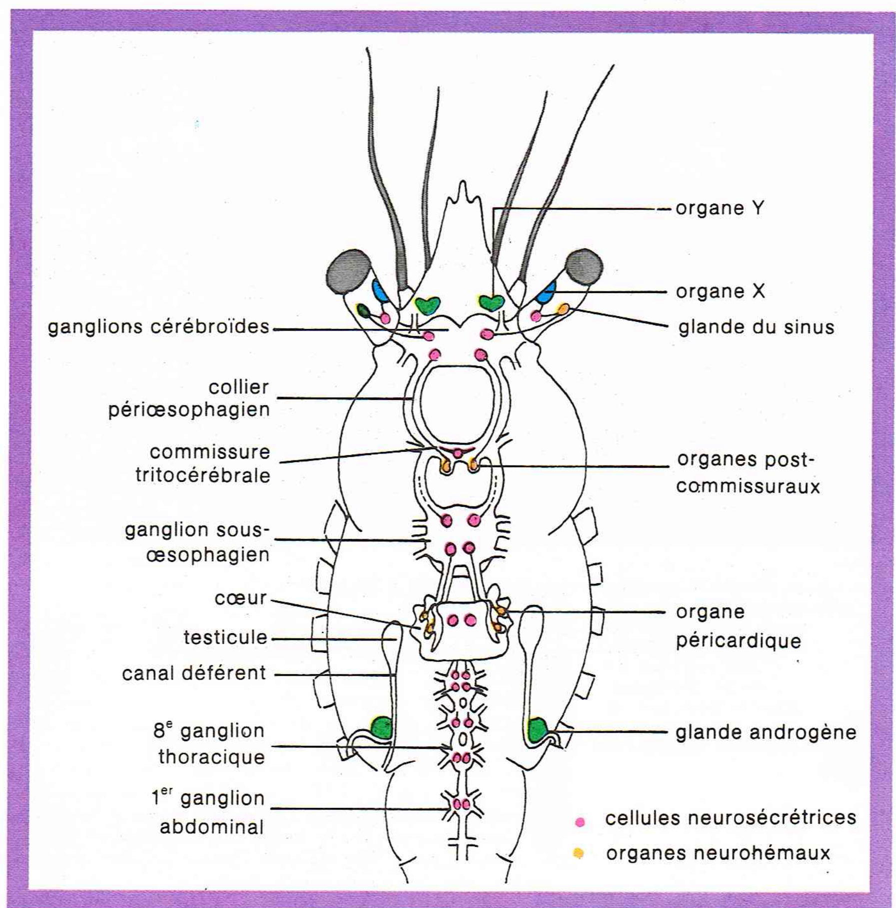
Les Crustacés ont un système endocrine complexe comprenant : une paire d'organes Y (glandes de mue) situés dans la tête et une paire de glandes androgènes situées sur les canaux déférents ; des cellules neurosécrétrices dans les pédoncules oculaires (organes X), dans les ganglions cérébroïdes et dans les ganglions thoraciques ; des organes neurohémaux correspondant aux principaux centres neurosécréteurs précédents : des glandes du sinus (dans les pédoncules oculaires), des



Richard Colin

▲ ***Représentation schématique du*** contrôle endocrinien ***de la reproduction chez un Insecte femelle.***

▼ ***Représentation schématique du*** système endocrine ***d'un Crustacé Décapode mâle.***



Richard Colin

▶ *Page ci-contre, en haut, coupe de la paroi du* **corps d'une hydre,** *colorée au picro-indigo-carmin. On peut observer : un feuillet interne ou endoderme (en haut) comportant de grandes cellules à cytoplasme clair entre lesquelles sont intercalées les cellules basales à noyau arrondi nucléolé et à cytoplasme très coloré ; un feuillet externe ou ectoderme séparé du premier par la mésoglée, membrane anhiste mince et colorée. Ce feuillet comprend des cellules épithéliales, des cnidoblastes et des cellules de type indifférencié, les cellules interstitielles (on voit quelques cnidocystes dévaginés).*

organes postcommissuraux, en arrière de la commissure tritocérébrale, et des organes péricardiques.

La croissance (y compris la régénération des appendices) ainsi que les mues sont sous la dépendance des *glandes de mue* : toute extirpation de celles-ci arrête ces processus. Le fonctionnement des glandes de mue est sous la dépendance des sécrétions des organes X, lesquelles sont libérées par l'intermédiaire des glandes du sinus ; les neurohormones ainsi produites inhibent le fonctionnement de ces glandes. Comme la croissance et la reproduction sont, chez ces animaux (comme chez les Annélides), des phénomènes antagonistes, les organes X sécrètent, en plus, une substance inhibant la vitellogenèse chez les femelles ; en général, on observe une alternance entre les mues et les cycles de reproduction.

Les variations dans la livrée chromatique des Crustacés sont sous la dépendance de ces mêmes organes X, qui sécrètent des hormones permettant l'extension des chromatophores. Il semble que les organes postcommissuraux aient le même pouvoir.

Quant aux organes péricardiques, ils produisent des substances qui font augmenter la fréquence et l'amplitude des battements du cœur.

Enfin, la différenciation des caractères sexuels secondaires mâles est sous la dépendance des glandes androgènes, dont le développement est commandé par des neurosécrétions cérébrales.

H. Chaumeton - Jacana

▲ *Le fonctionnement des glandes de mue est sous la dépendance des sécrétions des organes X ; ici un Crustacé,* **Cancer pagurus,** *et sa mue.*

BIBLIOGRAPHIE

Vertébrés

Appareils respiratoire et circulatoire

ANTHONY J., ROBINEAU D., *Branchies et artères branchiales de Latimeria chalumnae,* C.R. Acad. Sci., 266, 375-378, 1968. — BENTLEY P.J., SHIELD J.W., *Respiration of Some Urodele and Anuran Amphibia, II, In Air, Role of the Skin and Lungs,* Comp. Biochem. Physiol., 46, 29-38, 1973. — BERG T., STEEN J.B., *Physiological Mechanisms for Aerial Respiration in the Eel,* Comp. Biochem. Physiol., 15, 469-484, 1965. — DE GRAAF A.R., *Investigations into the Distribution of Blood in the Heart and Aortic Arches of Xenopus laevis,* Exp. Biol., 34, 143-172, 1957. — KING A.S., *Structural and Functional Aspects of the Avian Lungs and Air Sacs,* Int. Rev. Gen. Exper. Zool., 2, 171-267, 1966. — KJELL J., HOL R., *A Radiological Study of the Central Circulation in the Lungfish, Protopterus Aethiopicus,* J. Morphol., 126, 333-348, 1968. — MOTAIS R., GARCIA-ROMEU F., *Transport Mechanisms in the Teleostean Gill and Amphibian Skin,* Ann. Rev. Physiol., 34, 141-176, 1972. — RUDOLPH A.M., HEYMANN M.A., *Fetal and Neonatal Circulation and Respiration,* Ann. Rev. Physiol., 36, 187-207, 1974. — SHIELD J.W., BENTLEY P.J., *Respiration of Some Urodele and Anuran Amphibia, I. In Water, Role of the Skin and Gills,* Comp. Biochem. Physiol., 46, 17-28, 1973. — SIMONS J.R., *The Distribution of the Blood from the Heart in Some Amphibia,* Proc. Zool. Soc. Lond., Simons, 132, 51-65, 1968. — WEBB G.J.W., *A New Hypothesis on the Pattern of Blood-flow through the Squamate Heart,* Res. Com. 3, 138-140, 1972.

Appareil digestif

DIACONESCU N., *On the Liver Visceralization in the Vertebrate Series* in *Acta anat.,* 78, 74-83, 1971. — FARNER D.S., *Digestion and the Digestive System* in *« Biology and Comparative Physiology of Birds » ;* A.J. MARSHALL Éd., vol. 1, 411-468, *Ac. Press.* (New York) 1960. — GRASSÉ P.P., DEVILLERS C., *Zoologie, II, Vertébrés,* Masson et Cie, Paris, 1965. — RIVA A., ZACCHEO D., *Ultrastructural Studies on Human Duodenal Glands,* in *Lo Sperimentale,* 118, 281-312, 1968. — SCHEER B.T., *Animal Physiology,* J. Wiley & Sons (New York & London) 1963.

Appareils urinaire et génital

BAULIEU E.E., *les Hormones sexuelles stéroïdes,* in *La Recherche,* 24, 524-535, 1972. — BEAUMONT A., CASSIER P., *Biologie animale, les Cordés, Anatomie comparée des Vertébrés,* Dunod, Paris, 1972. — EATON T.H., *Comparative Anatomy of the Vertebrates,* Harper & Brothers, New York, 1960. — FRASER E.A., *The Development of the Vertebrate Excretory System,* in *Biol. Rev.,* 25, 159-187, 1950 — KENT G.C. jr., *Comparative Anatomy of the Vertebrates,* C.V. Mosby Cy, Saint-Louis, 1969. — MOREL F., *les Fonctions d'excrétion* in *Physiologie,* vol. 1, KAYSER Éd., 309-363, Flammarion, Paris, 1970. — PERRY J.S., ROWLAND I.W., *Biology of Reproduction* in *Mammals,* Blackwell, Oxford, 1969. — ROMER A.S., *The Vertebrate Body,* W.B. Saunders Cy, Philadelphia, London, 1962. — VAN TIENHOVEN A., *Reproductive Physiology of Vertebrates,* W.B. Saunders, Philadelphia, 1968. — WEBSTER D., WEBSTER M., *Comparative Vertebrate Morphology,* Ac. Press., New York, 1974.

Système nerveux

CORDIER R., *le Système nerveux central et les Nerfs cérébro-spinaux,* in *Traité de zoologie : Vertébrés : Généralités,* t. XII, Masson et Cie, 1954. - DELMAS J. et DELMAS A., *Voies et Centres nerveux,* Masson et Cie, 1965. - GLEES P., *Morphologie et Physiologie du système nerveux,* trad. CHATAGNON P.A. et CASTAGNOL E.M., Doin, 1960. - KAYSER C.H., *Physiologie,* Flammarion, 1963. - RYBAK R., *Cours de physiologie,* Gauthiers-Villars, 1963. - TAXI J., *Comment fonctionne le système nerveux,* La Recherche, J. 1971.

Squelette et musculature

BEAUMONT A. et CASSIER P., Biologie animale : les Cordés, *Anatomie comparée des Vertébrés,* Dunod, 1972. - BLOOM W., et FAWCETT D.W., *A Textbook of Histology,* Saunders, 1968. - GRASSÉ P., DEVILLERS Ch., *Zoologie : II Vertébrés,* Masson et Cie, 1965. - WEBSTER D. et WEBSTER M., *Comparative Vertebrate Morphology,* Acad. Press, 1974. - WEICHERT C.K., *Anatomy of the Chordates,* Mc Graw-Hill, 1965.

Invertébrés

GARDINER M.S., *The Biology of Invertebrates,* Mc Graw Hill Book Company, 954 p., 1972. — HOAR W.S., *General and Comparative Physiology,* Prentice-Hall Inc., Englewood Cliff, New Jersey, 815 p., 1966. — JENKIN, *Control of Growth and Metamorphosis,* Pergamon Press. — PROSSER G. Ladd, FA. BROWN J.R., *Comparative Animal Physiology,* W.B. Saunders Company, 688 p., 1961. — RICHARDS A.G., *The Integument of Arthropods,* University of Minesota Press, Minneapolis, 411 p., 1951.

LA RÉGÉNÉRATION

La régénération est le processus qui permet à certains animaux de reformer une partie de leur organisme enlevée ou détruite par un traumatisme.

Dès l'Antiquité, on s'est intéressé à ce phénomène : Pline l'Ancien a décrit la régénération de la queue du lézard. Vers 1712, Réaumur nota que les étoiles de mer reconstituaient leurs bras et les Crustacés leurs appendices amputés. En 1740, Trembley, qui étudiait les hydres et se demandait s'il avait affaire à des plantes ou à des animaux, découvrit que, sectionnés, ces organismes étaient capables de régénérer. Plus tard, l'abbé Spallanzani fit des expériences de régénération sur les Oligochètes et les Amphibiens. Cependant, ce n'est qu'à la fin du XIXe siècle qu'une étude plus approfondie du problème a été entreprise par de nombreux chercheurs. Vers 1930, Abeloos ainsi que Wolff ont surtout effectué des observations morphologiques et histologiques, tandis que Child abordait la régénération sous l'angle de la biochimie. Depuis, les techniques modernes ont encore permis de progresser sensiblement.

Il existe deux sortes de régénération :

— la *régénération traumatique* provoquée par une blessure; la plupart des Invertébrés peuvent régénérer, en particulier ceux qui ont une organisation simple et possèdent une reproduction asexuée; cette capacité est beaucoup plus faible chez les Vertébrés et tend même à disparaître chez les Mammifères, ce qui a fait dire à R.G. Goss que l'évolution a fait une sélection contre la régénération et non pour elle;

— la *régénération physiologique*, processus naturel qui se déroule dans tout le règne animal.

La régénération traumatique

La régénération traumatique peut se faire de deux façons : soit par *épigenèse*, à partir d'un bourgeon de régénération formé de cellules indifférenciées, sans l'intervention des tissus situés à proximité de la blessure, soit par *morphollaxie*, à partir des tissus différenciés qui se trouvent en arrière de la zone d'amputation et qui se réorganisent. Souvent, ces deux mécanismes interfèrent, avec dominance de l'un ou de l'autre. Dans chaque groupe animal, le mode de régénération a été l'objet de nombreuses controverses.

Cas des Cœlentérés

La classe la plus primitive est celle des Hydraires, qui ont un grand pouvoir de régénération. C'est le cas de l'hydre d'eau douce, dont la structure est très simple. Le corps comprend une colonne gastrique surmontée par une couronne de tentacules entourant la bouche; la région postérieure se termine par une sole pédieuse, qui permet à l'animal de se fixer au substrat.

Après une section transversale de l'hydre, le fragment distal ou proximal du corps reconstitue une hydre entière. Un individu coupé en deux dans le sens longitudinal donnera deux hydres, ou un individu à double couronne de tentacules si la section est incomplète. Après l'ablation du pôle antérieur (tentaculaire), le fragment basal se contracte et les bords de la plaie tendent à se rejoindre; les cellules ectodermiques glissent sur la blessure de façon à l'isoler de l'extérieur; les cellules endodermiques se soudent également; ces deux feuillets ne sont pas séparés par de la mésoglée; il n'y a pas de bourgeon de régénération visible.

Pour certains auteurs, ce sont les *cellules interstitielles* qui reforment tous les tissus de l'hydre. Dès 1887, Nussbaum considérait que celles-ci étaient totipotentes. La régénération par épigenèse serait donc le mécanisme dominant. Pour d'autres chercheurs par contre, c'est la morphollaxie : ils pensent que ce sont les tissus anciens situés en arrière de la section qui se réorganisent pour reformer les tissus enlevés, bien qu'il y ait une multiplication des cellules interstitielles (elles ne seraient pas indispensables). A l'appui de cette hypothèse, en 1955, Brien a montré que des hydres irradiées aux rayons X (qui détruisent les cellules interstitielles) sont capables de régénérer. Cependant, elles ne peuvent plus se nourrir car elles ne possèdent plus de nématocystes; les cellules interstitielles seraient donc à l'origine de ceux-ci. Cette question sera à nouveau abordée dans l'étude de la régénération physiologique.



J.-J. Ménieux

En 1954, Tardent a montré qu'il y avait cependant une corrélation entre la richesse de l'organisme en cellules interstitielles et la régénération. Ainsi, la région gastrale, riche en cellules interstitielles, régénère mieux que la sole pédieuse, qui en possède très peu : 1/100 du volume de la colonne gastrique peut régénérer un animal entier.

La régénération rétablit l'intégrité de l'individu et sa polarité; en effet, la région distale va régénérer une couronne de tentacules et la bouche, tandis que le fragment proximal va reconstituer une sole pédieuse. Il y aurait, dans la zone sous-tentaculaire, un centre organisateur qui sécréterait une substance stimulante et une substance inhibitrice contrôlant la croissance de chaque région de l'hydre.

La vitesse de reconstitution d'un individu dépend de facteurs externes tels que la température et l'oxygénation. A 26 °C, la reconstitution d'un organisme se fait en 48 h et à 12 °C en 96 h. L'optimum de température se rapproche de l'optimum thermique nécessaire pour la croissance normale d'un organisme.

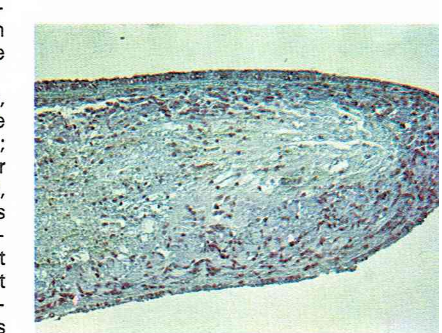
On peut obtenir une inversion de la polarité en plaçant les fragments dans une substance toxique. Hamett a obtenu, chez une méduse d'*Obelia,* une augmentation de la vitesse de régénération en ajoutant au milieu des acides aminés.

Cas des Plathelminthes

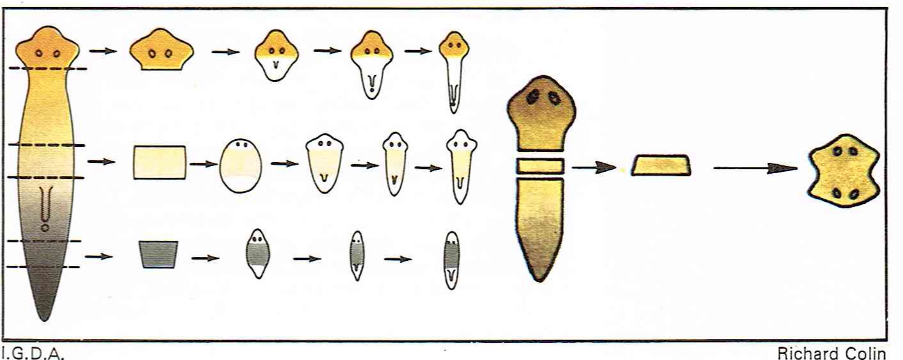
Les planaires ont attiré depuis longtemps l'attention des zoologistes par leur grande capacité de régénération. Il s'agit de Vers plats dont la structure est beaucoup plus complexe que celles des hydres. Entre l'épiderme, riche en cellules glandulaires, et le tube digestif, on trouve un mésenchyme contenant des muscles et de nombreuses cellules libres; parmi celles-ci se trouvent des cellules possédant des caractères de cellules indifférenciées, les *néoblastes*. En 1967, Lemoigne et Sauzin ont montré, grâce au microscope électronique, que ces cellules avaient un rapport nucléoplasmique élevé et des organites cytoplasmiques peu différenciés. Leur cytoplasme est, de plus, très riche en ribosomes libres. En utilisant la coloration au vert de méthyl-pyronine, Gabriel a montré, en 1965, que le cytoplasme des néoblastes est très riche en ARN.

Certains chercheurs, en particulier l'équipe de Lender, ont montré que si l'on décapite une planaire, il se forme d'abord un épiderme cicatriciel qui ferme la blessure; ensuite, des néoblastes migrent sous cet épiderme pour former un blastème de régénération. Ils se multiplient, puis se différencient pour reconstituer le cerveau, les yeux, les muscles ainsi que les cellules libres du parenchyme. Pour d'autres auteurs, la régénération se ferait aux dépens des tissus anciens, qui se réorganiseraient après s'être dédifférenciés. A l'heure actuelle il semble difficile de dégager des conclusions définitives sur le ou les

▼ En haut, coupe longitudinale d'une planaire **en régénération,** ***96 heures après la décapitation (coloration hémalun-picro-indigo-carmin).*** **Le blastème est à droite,** ***recouvert par un épiderme cicatriciel. A la face dorsale (en haut) l'épiderme est beaucoup plus épais qu'à la face ventrale et, de plus, il est pigmenté sauf au niveau du blastème. Au centre de la coupe, on observe un tissu diffus, peu coloré, le tube digestif qui est entouré par le parenchyme. En bas, principe de la*** **régénération normale** ***d'une planaire (à gauche) : en ocre et en gris les fragments originaux, en blanc les parties régénérées; à droite,*** **hétéromorphose :** ***si le fragment est très petit, on obtient la régénération de deux têtes opposées.***

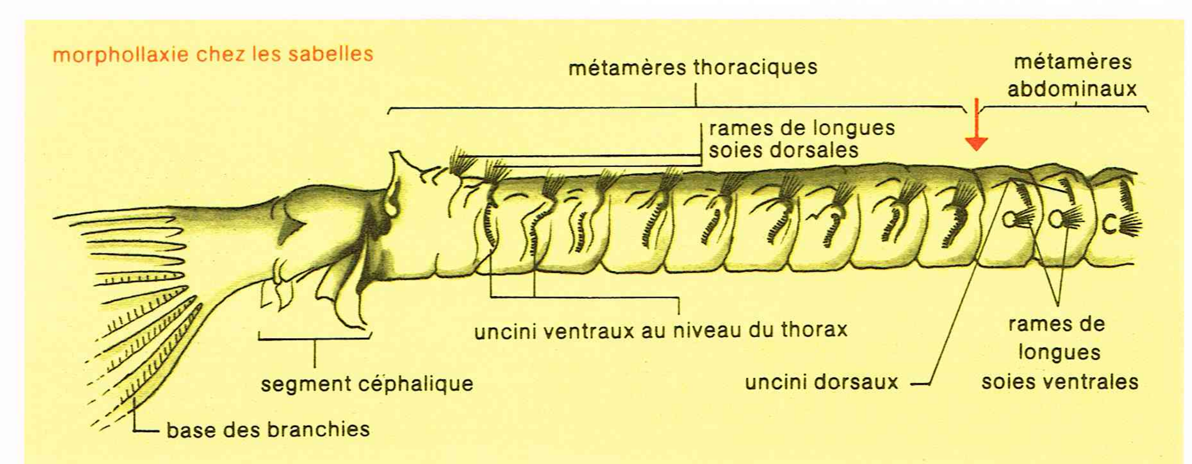


Laboratoire de biologie animale - Orsay

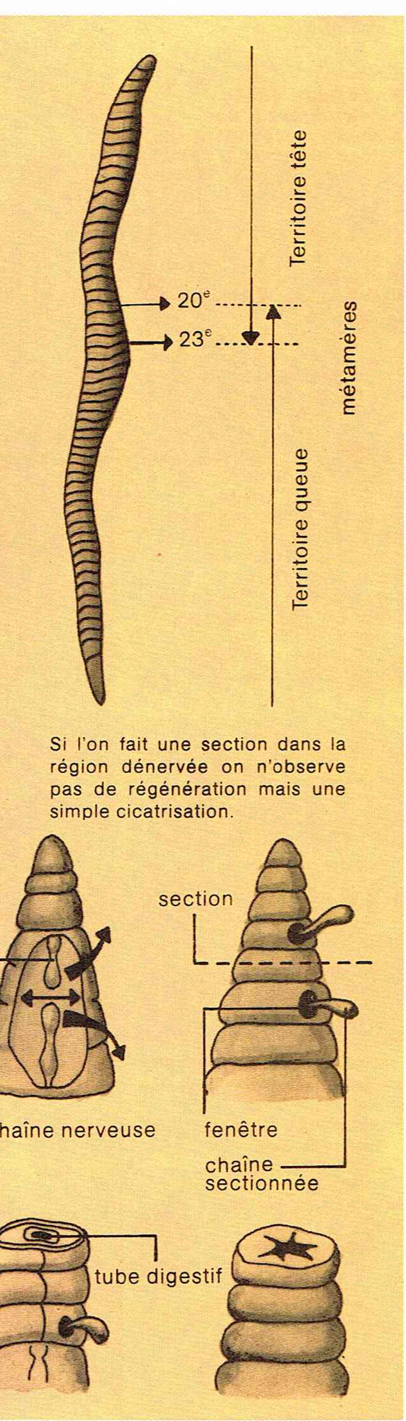


I.G.D.A. Richard Colin

▶ *Lorsque l'on fait une section entre le dernier métamère thoracique et le premier métamère abdominal, la région céphalique et les branchies régénèrent seules et les premiers segments abdominaux se transforment en segments thoraciques par inversion des soies qui deviennent dorsales et des uncini qui deviennent ventraux.*
▼ *Chez* Eisenia foetida, *A, répartition des territoires tête-queue (d'après Gates); B, suppression de la chaîne nerveuse dans quelques métamères (d'après Avel).*



Richard Colin



Richard Colin

modes de régénération des planaires, matériel complexe et cependant fondamental.

La région antérieure régénère mieux que la région postérieure, car elle est douée d'un métabolisme plus intense; de plus, la présence du cerveau doit faciliter la régénération. Ainsi, Lender a montré, en 1950, que l'absence du cerveau inhibe la régénération des yeux chez *Polycelis nigra*. Certains neurones sécrètent des *granules de neurosécrétion* qui s'écoulent le long des troncs nerveux. Lender et Klein, en 1962, Listi et Ros, en 1970, ont montré que la neurosécrétion favorise la régénération. Certaines substances chimiques, telles que le chlorure de cobalt, accélèrent à la fois la neurosécrétion et la régénération; d'autres, l'amphétamine par exemple, les inhibent. Comme dans le cas de l'hydre, la polarité de l'individu est respectée. Cependant, elle peut être inversée dans le cas où le segment amputé est si mince qu'il n'y a pas de *gradient antéro-postérieur*. Dans ce cas, le fragment peut régénérer deux têtes. Des substances telles que la colcémide, de même que des extraits d'embryons de poulet, peuvent également perturber cette polarité.

En 1974, Sperry a montré le rôle des *troncs nerveux* dans la polarité de l'animal. Des fragments pharyngiens privés de troncs nerveux régénèrent des têtes latérales, perpendiculaires à l'axe antéro-postérieur.

Cas des Annélides

Les Annélides, qui sont des Cœlomates, ont une organisation plus complexe que celle des Cœlentérés et des Plathelminthes. Certaines formes peu évoluées, telles que les Archiannélides, régénèrent mal, alors que d'autres, plus évoluées, régénèrent bien. C'est le cas des Oligochètes et des Polychètes, qui ont été très bien étudiés. Ainsi, chez *Lumbriculus variegatus*, un seul segment peut reconstituer un individu entier.

La régénération se fait toujours en trois phases : fermeture de la blessure et cicatrisation; formation du blastème de régénération; croissance et différenciation de ce blastème.

Certains chercheurs, notamment Stéphan-Dubois, pensent que ce sont des cellules indifférenciées, des néoblastes, qui forment un blastème et se différencient pour reconstituer les tissus manquants. Pour d'autres, tels que Weissmann, les néoblastes ne seraient capables de redonner que les tissus mésodermiques. Ce seraient les tissus situés en arrière de la blessure qui se réorganiseraient mais qui redonneraient les tissus de même nature qu'eux. Les muscles par exemple se dédifférencieraient, mais ils se transformeraient uniquement pour donner des cellules musculaires.

En 1973, Lechenault et Gontcharoff ont étudié le métabolisme des acides nucléiques et des protéines pendant les premiers jours qui suivent l'amputation chez *Eisenia foetida* (Polychètes). Une augmentation transitoire du taux d'ADN a été observée.

La synthèse des ARN se fait en deux étapes. La première synthèse a lieu au moment de la dédifférenciation cellulaire : elle a un rôle dans la formation des enzymes ou des protéines associées aux ribosomes ou des protéines acides, qui feraient régresser les histones, libérant ainsi l'ADN. La deuxième synthèse a lieu au moment de la différenciation cellulaire.

Fontes et Thouveny ont inhibé la régénération chez une Annélide, en utilisant l'actinomycine D, empêchant la transcription, et le thiophénicol, empêchant la traduction.

Comme chez les planaires, le système nerveux joue un rôle important chez les Annélides : si la chaîne nerveuse affleure à la surface de section, la régénération est normale, sinon elle est faible; de même, des fragments de chaîne nerveuse greffés près d'une tête provoquent la formation de têtes supplémentaires. La chaîne nerveuse est constituée de ganglions qui possèdent des cellules neurosécrétrices. En 1962, Herlant-Meewis a observé que chez *Nereis diversicolor*, la neurosécrétion est importante après une amputation.

Dans le cas d'une régénération normale, la polarité est respectée. Chez *Eisenia foetida*, si l'on sectionne les vingt premiers segments antérieurs, le régénérat se différencie en tête; par contre, si l'on enlève plus de vingt segments, le régénérat se différencie en queue. Cette inversion de la polarité est une *hétéromorphose*.

Cas des Arthropodes

La complexité de l'organisation des Arthropodes est peut-être une des causes de leur faible pouvoir de régénération. En effet, ils ne peuvent reconstituer que leurs appendices, leurs yeux et leurs antennes.

On s'est aperçu depuis fort longtemps que les Arthropodes peuvent régénérer : ils sont capables *d'autotomie*, c'est-à-dire de provoquer l'amputation spontanée d'un appendice. L'autotomie, due à un réflexe nerveux, peut être favorisée par l'acétylcholine et inhibée par l'atropine et l'adrénaline, médiateurs du système nerveux. Si chez les Crustacés l'autotomie d'une patte est toujours suivie d'une régénération, ce n'est pas le cas chez les Insectes : les ailes des termites sexués ou la patte antérieure des Orthoptères adultes ne régénèrent pas.

La régénération est sous le contrôle des mues : les Crustacés qui muent toute leur vie, conservent le pouvoir de régénérer, que perd à la métamorphose la majorité des Insectes.

Si l'on observe la régénération chez la crevette *Palaemon*, on constate que la section de la patte doit se faire pendant les deux premiers tiers de l'intermue, et pas plus tard, pour que la reconstitution de la patte ait lieu à la mue suivante. La mue et la régénération sont sous le contrôle d'une même glande, l'*organe Y*. La reconstitution d'un appendice se fait, là encore, en trois étapes : cicatrisation, formation d'un blastème puis différenciation. Dans certains cas, l'appendice en régénération est caché dans un étui chitineux, d'où il ne sort qu'à la mue suivante; dans d'autres cas le régénérat est libre. La nature des cellules du blastème n'est pas claire; elles proviendraient des hémocytes et des fibres musculaires (histolyse).

Les Insectes capables de régénérer reconstituent leur patte de la même manière que les Crustacés. En 1971, Bublière a émis l'hypothèse qu'il n'y a pas de cellules migratrices et que la régénération est un phénomène local. La régénération se trouve sous le contrôle des glandes prothoraciques, des *corpora allata* qui conditionnent la mue, ainsi que du système nerveux; en effet, la section d'un nerf peut arrêter la reconstitution d'un appendice. De même, chez un phasme, si l'on enlève le ganglion optique en même temps qu'un œil, une antenne peut régénérer à la place de celui-ci.

Laboratoire de biologie animale - Orsay

▲ **Fin** *de la* **régénération** *d'une patte d'Amphibien : les doigts se sont reconstitués; les tissus cartilagineux, musculaires, conjonctifs sont complètement différenciés.*

Cas des Vertébrés inférieurs

Les Vertébrés inférieurs sont encore capables d'une régénération locale : ainsi, les Poissons reconstituent leurs nageoires, leurs écailles, leurs barbillons, et les Amphibiens leurs pattes et leur queue.

Chez les Amphibiens, la capacité de régénérer diffère d'un groupe à l'autre. Ainsi, les Urodèles conservent toute leur vie le pouvoir de reconstituer leur patte, leur queue ou leur cristallin, alors que les Anoures le perdent à la métamorphose.

— *Régénération chez les Urodèles.*

Chez un Urodèle, le triton par exemple, la régénération d'une patte sectionnée se fait toujours en trois étapes :

● *Cicatrisation :* il se forme au niveau d'amputation un bouchon cicatriciel; l'épiderme s'étale et ferme la blessure, sous laquelle les débris cellulaires sont

Laboratoire de biologie animale - Orsay

◄ **Régénérat** *de patte d'Amphibien; cette photo de détail permet d'observer les cellules du blastème et leur orientation.*

phagocytés; des enzymes protéolytiques interviennent et libèrent des acides aminés; des tissus se dédifférencient : cellules épithéliales, conjonctives et musculaires.

● Organisation d'*un blastème mésodermique :* l'épiderme s'épaissit pour former une cape apicale; à ce stade, on n'observe pas de différenciation cellulaire mais seulement des modifications physiologiques : une diminution du pH, du potentiel d'oxydo-réduction et une augmentation de l'activité enzymatique. En 1973, Kelly et Tassava ont constaté, à l'aide d'éléments marqués, que pendant les six premiers jours il y avait une augmentation globale des ARN. Les ARN 18S et 28S ont un rôle dans la synthèse des protéines fusoriales, de certaines histones, de l'ADN polymérase et dans la formation des enzymes protéolytiques; ils interviendraient également dans la différenciation.

● *Croissance du blastème :* les cellules du blastème s'organisent selon un plan différent de l'axe de la patte; le moignon prend la forme d'un cône : il se développe au-dessus de l'os un cal cartilagineux qui va reconstituer les deux os du bras; ensuite, le régénérat prend la forme d'une palette : le radius, l'ulna se différencient et les doigts se forment en dernier. Au moment de l'organogenèse, on observe une augmentation des phosphatases acides et des ARN qui synthétisent de nouvelles protéines.

Le blastème de régénération serait constitué par les cellules des tissus situés à proximité de la blessure et qui subissent des « transformations ».

En 1974, Bryant a montré que lorsque le blastème est jeune, si on le sectionne en deux, la moitié laissée en place est capable de reconstituer un blastème entier. Plus le blastème évolue, plus cette régulation s'effectue mal. En 1948, Surger avait étudié l'influence du nerf sur la régénération de la patte. Si le nerf est sectionné au moment de la croissance du blastème, on observe une diminution des activités de synthèse.

En 1965, Lebowitz et Singer avaient émis l'hypothèse qu'une substance trophique pût être émise par le nerf et véhiculée le long des fibres nerveuses sous forme de grains de sécrétion.

En 1973, pour montrer le rôle du nerf, Reyer et ses collaborateurs ont réalisé une expérience assez spectaculaire. Il est établi que lorsque l'on fait l'ablation du cristallin, celui-ci régénère par *métaplasie* de l'iris sous l'induction nerveuse de la rétine; or, ces chercheurs ont implanté un iris dans un blastème de régénération de patte; le cristallin a régénéré et des fibres nerveuses ont été retrouvées à son niveau. Ils ont constaté que si le membre est dénervé au moment où l'on implante l'iris, il n'y a pas de formation de cristallin. Cette expérience nous montre également que *chaque tissu a une potentialité propre :* l'iris implanté dans une patte a régénéré un cristallin et non une patte. Il existe donc différents territoires qui ne régénèrent que l'organe correspondant : il y a les territoires des pattes antérieures, des pattes postérieures et de la queue. Ainsi, Locatelli, en déviant le nerf de la patte postérieure vers la queue, a observé la formation d'une deuxième queue et non d'une patte.

— *Régénération chez les Anoures.*

Chez les Anoures, le pouvoir de régénération est perdu à la métamorphose. Quand on sectionne la patte d'une grenouille adulte, la blessure est seulement recouverte d'un caillot de fibrine, sous lequel se forme un tissu granuleux qui s'épithélialise, comme chez un Mammifère.

Rose a transplanté une peau de grenouille sur un régénérat de triton, animal qui régénère bien; cette opération inhibe la régénération de la patte. S'étant aperçu que la peau greffée avait une épaisse membrane de collagène empêchant la différenciation des tissus sous-jacents, il a empêché la formation du collagène en plongeant une patte de grenouille amputée dans une solution de chlorure de sodium, et a ainsi obtenu la reconstitution de la patte.

En 1967, Smith a provoqué la formation d'un bourgeon de membre par stimulation galvanique.

En 1972, Becker a soulevé l'hypothèse que la section provoque un *« courant de blessure »*, naturel, différent chez les Urodèles et les Anoures.

Cas des Mammifères

Comme dans le cas des Oiseaux, Becker pense que si le pouvoir de régénération est très faible chez les Mammifères, c'est que le « courant de blessure » est nul. Il a obtenu, à l'aide de courants électriques, la régénération partielle d'un membre de rat. Un faible courant n'a aucun effet, mais un courant de 3 à 6 nA peut induire la formation d'un blastème ou d'ébauches cartilagineuses. Chez un embryon de lapin, la régénération d'une patte a été obtenue en lui injectant des broyats de cellules nerveuses.

De nombreuses causes peuvent empêcher la régénération. Citons tout d'abord le *défaut d'innervation;* ainsi, chez le xénope, qui régénère bien, si les fibres nerveuses sont moins nombreuses que chez la souris, elles sont plus grosses et leur surface est également plus grande. Signalons également le développement du *système immunologique;* les animaux qui régénèrent bien rejettent *lentement* les hétérogreffes; ainsi, quand on injecte des anticorps anti-tritons à des tritons amputés, on peut bloquer la régénération.

Lorsque l'on effectue chez un Mammifère l'ablation partielle du foie ou l'ablation totale d'un rein, on observe : dans le cas du foie, une augmentation de l'index mitotique, sans reconstitution du lobe enlevé, dans le cas du rein demeuré en place, un accroissement des glomérules et des tubules néphrétiques provoqué par les nombreuses mitoses. Ce phénomène est appelé *hyperplasie compensatrice;* il ne faut pas le confondre avec l'hypertrophie compensatrice, que l'on peut observer dans le cas des fibres cardiaques s'hypertrophiant lorsque le cœur est surmené sans qu'il y ait de divisions cellulaires.

Les Mammifères sont surtout capables de réaliser de la régénération physiologique.

La régénération physiologique

La régénération physiologique est un mécanisme normal qui permet le renouvellement des tissus. Il comprend une phase de destruction cellulaire et une phase de régénération.

Chez les Mammifères, certains tissus régénèrent continuellement. C'est le cas de l'épiderme humain : la couche superficielle devient cornée, desquame, tandis qu'une assise génératrice plus profonde fournit de nouvelles cellules qui se différencient progressivement. Les éléments sanguins se renouvellent constamment : les hématies se forment dans la moelle osseuse et sont détruites dans la rate.

Dans d'autres cas, la régénération est cyclique et sous la dépendance de facteurs hormonaux : le renouvellement des bois des Cervidés, le remplacement des plumes chez les Oiseaux sont des processus de ce type.

Il y a également regénération physiologique chez les Invertébrés. Brien a montré que les cellules de l'hydre se renouvellent constamment : sous les tentacules, se trouve une zone riche en cellules interstitielles; en les marquant à l'aide d'un colorant vital, on observe qu'elles se déplacent vers la sole pédieuse et vers les tentacules, où elles se transforment en nématocystes. En 1973, Trenkner a injecté des radio-éléments à des hydres : il a pu observer la différenciation en nématocystes des cellules interstitielles. Une hydre, donc, privée de ses cellules interstitielles, ne peut se nourrir : ses nématocystes ne sont pas remplacés.

Le contrôle hormonal de la régénération physiologique est également possible chez des Invertébrés. C'est le cas de la mue des Crustacés, qui se débarrassent de leur carapace devenue trop petite; les cellules épidermiques en sécrètent une nouvelle.

La régénération et la cancérisation

La cancérisation s'obtient difficilement chez les animaux qui ont un pouvoir de régénération élevé. C'est le cas des planaires. En 1960, Seilern-Aspang a implanté des substances cancérigènes dans une planaire appartenant à une espèce dont seule la région antérieure régénère bien. Dans la région antérieure, il a obtenu une régénération normale; par contre, dans la région postérieure, il a observé la formation d'une tumeur. En 1938, Pflugfelder, en supprimant les *corpora allata* chez un Insecte, a fait perdre à l'animal sa capacité de régénérer et a obtenu une cancérisation expérimentale. Chez le triton, qui a encore un bon pouvoir de régénération, il est très difficile d'obtenir une cancérisation : en 1952 Breedis a appliqué une substance cancérigène à 326 tritons et a obtenu seulement 2 sarcomes.

La régénération se trouve sous le contrôle d'un système de régulation fondé sur des phénomènes d'induction et d'inhibition. Les tumeurs seraient des régénérations anarchiques dues à la perturbation des mécanismes de contrôle,

▶ Page ci-contre, à gauche, en haut, un individu de* Myrianida pinnigera *(Annélides Polychètes) se reproduisant par prolifération pygidiale. En bas, multiplication asexuée sans séparation des bourgeons : les Éponges forment des colonies dont la forme et le volume sont très variables suivant les espèces et les conditions du milieu; ici une Éponge Halicondrine fixée sur des rochers ou des moules (côte atlantique, étage infralittoral).

LA REPRODUCTION ASEXUÉE

La reproduction asexuée est le processus qui permet la formation d'un ou de plusieurs organismes à partir d'un individu souche. Elle implique la destruction d'anciennes structures et la formation de nouvelles. Il s'agit d'un phénomène naturel permettant à une espèce de se reproduire sans l'intervention de cellules germinales, et qui est en relation avec les conditions de température et de milieu.

La reproduction asexuée peut se faire par *fission,* par *bourgeonnement,* ou par *fragmentation.*

Reproduction asexuée par fission

Chez l'hydre, ce mode est assez exceptionnel. Lorsqu'il se produit, la reproduction peut s'effectuer par divisions transversales ou longitudinales : les anémones peuvent se scinder en deux dans le sens longitudinal pour reconstituer deux individus ; certaines planaires peuvent se diviser transversalement, les deux moitiés se séparant après reconstitution des pôles manquants *(scissiparité).* Chez les Oligochètes, des segments se séparent de l'individu parental pour reconstituer un ver complet. Les Polychètes se fragmentent au niveau de segments bien déterminés ; les segments restent d'abord associés, formant des chaînes d'individus (zoïdes) : c'est la *stolonisation.*

Reproduction asexuée par bourgeonnement

— *Bourgeonnement externe.*

● *Sur l'organisme parental :* chez l'Éponge *Tethya,* par exemple, il se forme à la surface du corps des bourgeons qui se détachent alors qu'ils ne sont pas organisés ; chaque bourgeon isolé redonne ensuite une Éponge. L'hydre possède une zone de bourgeonnement à la base de la colonne gastrique. Les bourgeons se différencient sur place en hydres filles, dont les cavités digestives sont en relation avec celle de l'organisme souche. Ces hydres filles se déplacent ensuite vers la sole pédieuse, avant de se détacher.

● *Sur des stolons :* c'est le cas d'Hydraires coloniaux, tels que *Clava.*

— *Bourgeonnement interne.*

Chez les Éponges marines, les bourgeons sont constitués d'une capsule externe épaisse, contenant des cellules arrondies, riches en réserves. Ces bourgeons *(gemmules)* sont émis par le micropyle de l'Éponge. Ils résistent au froid et à la dessiccation.

Reproduction asexuée par fragmentation

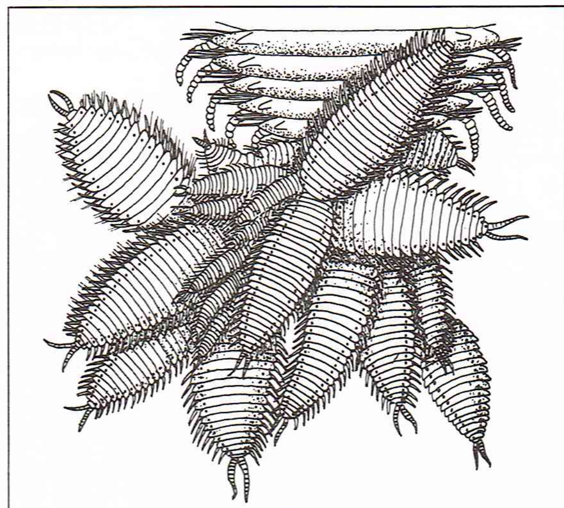
Une partie du disque basal d'une actinie *(Aiptasia)* se détache, croît, se différencie pour donner un nouvel organisme.

Remarques

Dans le cas de la reproduction asexuée, on obtient plusieurs individus nouveaux à partir d'un seul organisme, alors que dans le cas de la régénération, il se reconstitue un seul individu à partir d'un fragment. Dans le premier cas il n'y a pas de traumatisme ; celui-ci est par contre indispensable dans le second.

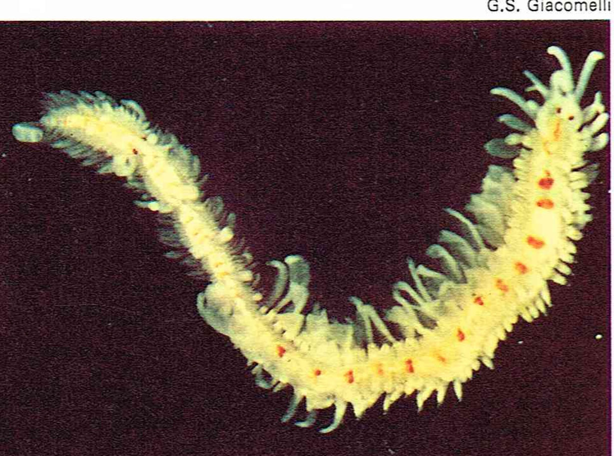
A quelques exceptions près, ce sont les Invertébrés les moins évolués qui régénèrent le mieux et qui possèdent une reproduction asexuée. C'est à partir des Échinodermes que la reproduction asexuée disparaît et que le pouvoir de régénération diminue ; seuls les Procordés sont encore capables de se reproduire par voie asexuée. Cette évolution est peut-être liée à l'augmentation du nombre des organes et à leur spécialisation, ainsi qu'à la complexité du système hormonal.

I.G.D.A.

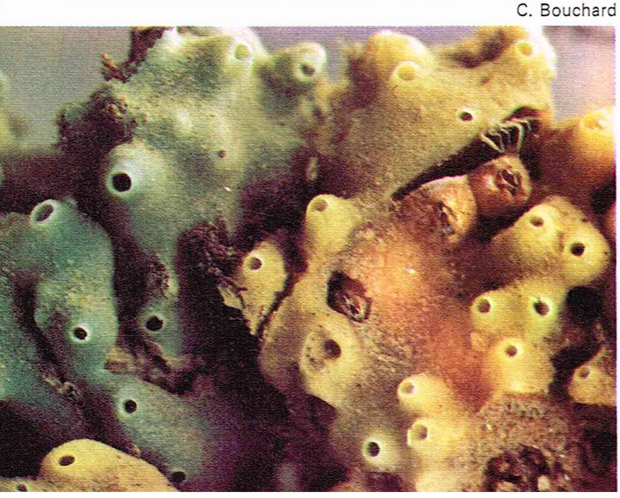


◄ ***Extrémité postérieure de Trypanosyllys (Polychètes), chez lequel se constituent, par blastogenèse, de nombreux individus nouveaux.***

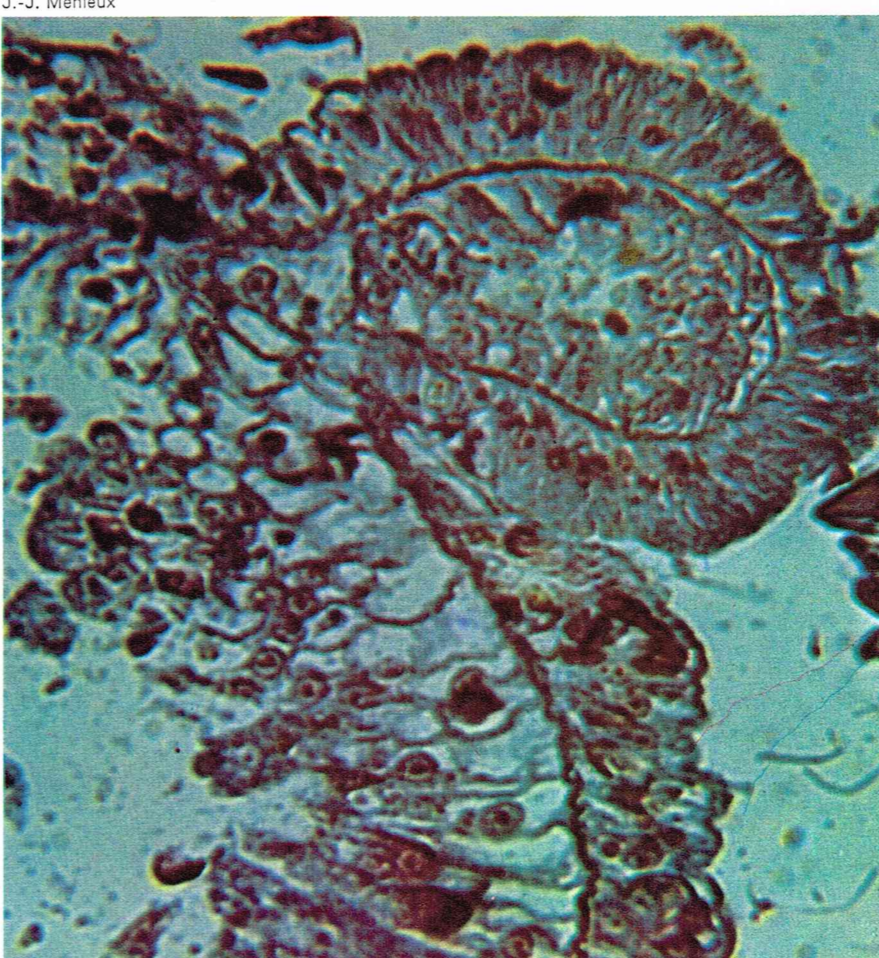
G.S. Giacomelli



C. Bouchard



J.-J. Ménieux



▼ ***Coupe d'un bourgeon se formant sur la paroi de l'hydre (zone de bourgeonnement située entre la colonne gastrique et les tentacules). Le bourgeon est constitué des deux feuillets qui forment la paroi du corps de l'hydre mère ; il possède même une cavité gastrique en relation avec celle de l'hydre.***

LA TUMORIGENÈSE

L'évolution tumorale des organes animaux

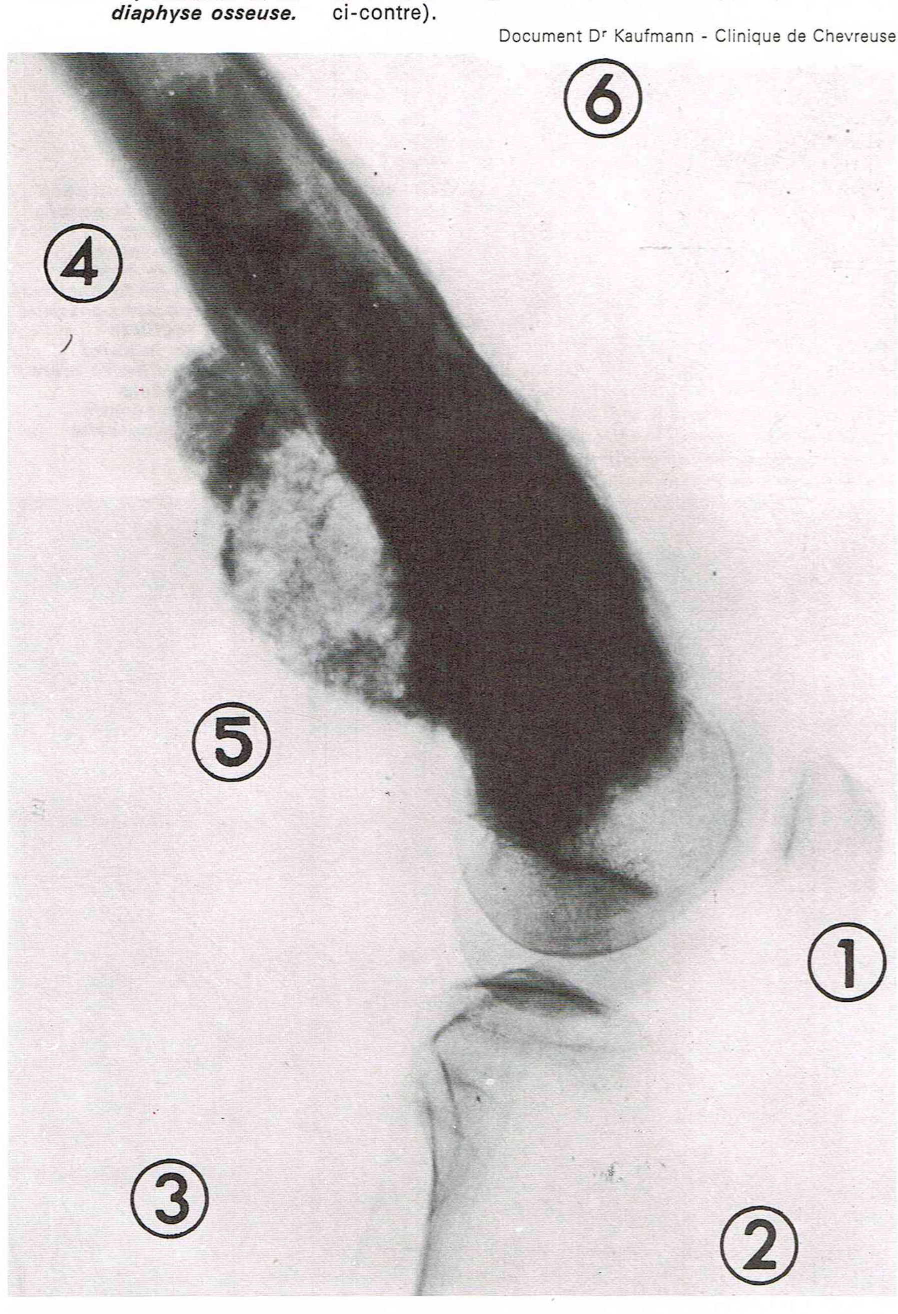
Des tumeurs peuvent se former à partir de n'importe quel organe. Elles sont le résultat d'une multiplication cellulaire excessive; cette *hyperplasie* n'a aucun but décelable, contrairement au cas des *proliférations cicatricielles* réparatrices, ou des *proliférations cycliques* (par exemple, la croissance de l'épithélium utérin durant le cycle œstrien).

Il existe des *tumeurs bénignes* et des *tumeurs malignes*. Les premières n'entraînent pas de dégradations organiques profondes, bien que certaines puissent être fort néfastes par le volume qu'elles sont susceptibles d'atteindre. Les tumeurs malignes (non traitées) entraînent théoriquement la mort à plus ou moins longue échéance; elles provoquent d'abord des *lésions locales,* puis des *lésions multiples,* qui se généralisent, ainsi qu'une *intoxication* de l'organisme. Il existe des cas où la malignité clinique n'est pas évidente.

Le nom qui est donné à une tumeur dérive généralement du nom de l'organe ou du tissu d'origine (voir tableau ci-contre).

▼ Radiographie d'un* ostéosarcome *se développant chez un jeune homme de 18 ans; il s'est formé au voisinage du genou et gagne progressivement l'épiphyse et la diaphyse du fémur; de plus, ayant détruit la gaine périostique, il envahit les parties molles de la cuisse. 1, rotule; 2, tibia; 3, péroné; 4, fémur; 5, masse cancéreuse envahissant les tissus; 6, invasion de la diaphyse osseuse.

Document Dr Kaufmann - Clinique de Chevreuse



La répartition des tumeurs dans le règne animal; leur fréquence

Il semble que la plupart des groupes zoologiques ne soient pas prémunis contre les tumeurs. Des statistiques montrent cependant que *certains groupes* sont particulièrement susceptibles : c'est le cas des Mammifères, des Oiseaux, mais aussi des Insectes. L'inventaire n'est certainement pas complet. De toute évidence, les tumeurs sont particulièrement fréquentes chez les *animaux domestiques.* Trousseau et Leblanc furent, en 1828, les premiers à s'en apercevoir; depuis, Dobberstein ainsi que Lombard ont pu le démontrer. Remarquons que dans chacun des groupes étudiés il y a cependant des *espèces résistantes* (par exemple, le hamster). Les types de tumeurs malignes varient suivant les espèces : les carcinomes (épithéliaux) sont plus fréquents que les sarcomes chez le chien; c'est l'inverse pour divers animaux domestiques, en particulier le cheval; les Poissons sont surtout victimes de sarcomes.

La fréquence des tumeurs varie selon le *sexe :* pour une espèce donnée, on n'observe pas les mêmes fréquences de tumeurs chez les mâles et chez les femelles. Outre les tumeurs liées au sexe (mammaires, testiculaires, etc.), on note, par exemple, que les épithéliomas mélaniques sont plus fréquents chez les chèvres que chez les boucs; les tumeurs rénales sont deux fois plus nombreuses chez les truies que chez les verrats; les tumeurs thyroïdiennes et hypophysaires sont moins fréquentes chez le rat que chez sa femelle (Lombard, 1962). Par ailleurs, les tumeurs de la sphère génitale sont particulièrement fréquentes chez les femelles.

Pour une espèce donnée, la *race* est un facteur fondamental (naturellement, les statistiques dont on dispose à cet égard portent sur les animaux domestiques ou de laboratoire et sur l'homme). Enfin, 80 % des souris femelles brunes de la race C_3H développent des cancers mammaires. Chez l'homme, il apparaît que certaines leucémies sont relativement plus fréquentes chez les Blancs, tandis que les cancers des segments antérieurs du tube digestif se manifestent plus souvent chez les Asiatiques.

L'âge joue souvent un rôle essentiel. En principe, à partir d'un âge donné (par exemple, 6-7 ans chez le chien, 8 mois chez la souris C_3H), la fréquence suit une progression géométrique. On sait ce qu'il en est chez l'homme. Signalons qu'il existe toutefois des tumeurs qui atteignent plus spécialement les jeunes : tumeurs osseuses et thymomes du chien, ostéosarcomes des membres inférieurs chez les enfants, etc.

Remarquons, enfin, que les tumeurs d'un *organe* donné sont plus ou moins fréquentes selon les espèces. Ainsi, les tumeurs hypophysaires, assez fréquentes chez le rat, sont exceptionnelles chez la souris.

Les problèmes posés par la croissance tumorale

Les tumeurs sont étudiées depuis des temps immémoriaux. On peut discerner approximativement trois grandes périodes : on a d'abord tenté de *traiter* les malades, tout en essayant de comprendre ce que représentait une tumeur; ensuite, on a recherché des *agents* responsables tout en élaborant les premières *théories;* enfin, et nous en sommes là, on a tenté de *mettre ces théories à l'épreuve des faits* expérimentaux. La masse des documents accumulés est énorme mais encore insuffisante. Les problèmes fondamentaux posés par la tumorigenèse sont extrêmement nombreux. On peut estimer qu'ils doivent être étudiés conjointement par les médecins et par les biologistes, dont l'expérience est nécessairement complémentaire.

Essais thérapeutiques et analyse fondamentale des tumeurs spontanées

Le traitement chirurgical a sans doute toujours été pratiqué, au moins quand il s'agissait de tumeurs d'accès commode. Mais, durant des siècles, on a totalement ignoré l'existence de nombre de tumeurs profondes; bien des gens mouraient « emportés par un flux de ventre », qui n'était qu'une conséquence du développement de

PRINCIPE DE CLASSIFICATION DES TUMEURS
(selon Masson)

TUMEURS HYPERPLASIQUES
Provoquées par une *irritation ; elles disparaissent quand l'irritation disparaît.*

Tumeurs monodermiques (mésenchymateuses ou épithéliales)
— unitissulaires
Exemple : fibrome hyperplasique (conjonctif),
angiome hyperplasique (vaisseaux),
— pluritissulaires (conjonctif banal + autres tissus conjonctifs)
Exemple : lymphome (lignée de cellules lymphoïdes),
myélome (lignée des polynucléaires),
ecchondrome (cartilage),
hyperostose (os).

Tumeurs didermiques (mixtes : un tissu épithélial + un tissu conjonctif)
— des revêtements épithéliaux pavimenteux stratifiés :
papillome hyperplasique (croissance parallèle de l'épiderme et du derme) ;
— des revêtements épithéliaux prismatiques simples :
papillome et adénome hyperplasiques ;
— des organes glandulaires :
végétations papillaires, kystes végétants.

NÉOPLASMES

Quelle que soit leur origine, ils sont généralement durables.
Croissance indéfinie et tendance marquée au parasitisme.

Néoplasmes bénins

Tumeurs locales, non envahissantes (pouvant atteindre cependant un volume considérable).
L'ensemble forme un *complexe organoïde* stable et indéfiniment accru.
— Néoplasmes bénins monodermiques :
fibromes (multiplication des fibroblastes induit celle des vaisseaux),
lipomes (multiplication des cellules adipeuses et des vaisseaux),
chondromes (cartilage).
— Néoplasmes bénins didermiques :
papillomes (épiderme + derme),
adénomes (glande + conjonctif),
papillo-adénomes.

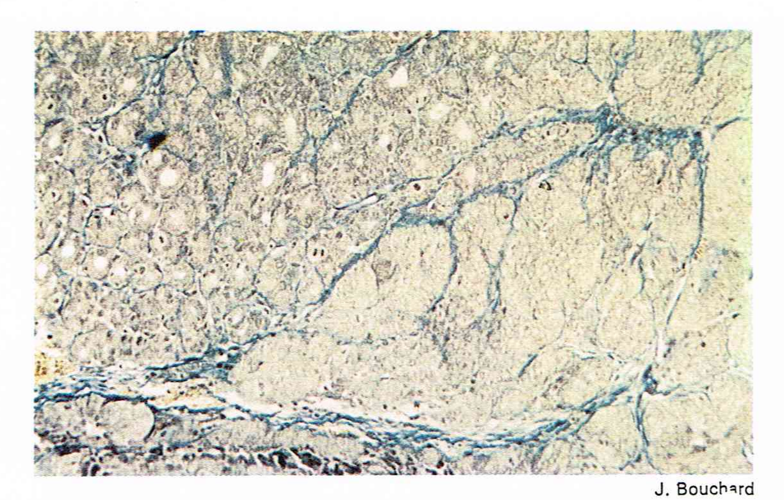
} Tumeurs végétantes.

Néoplasmes malins ou cancers

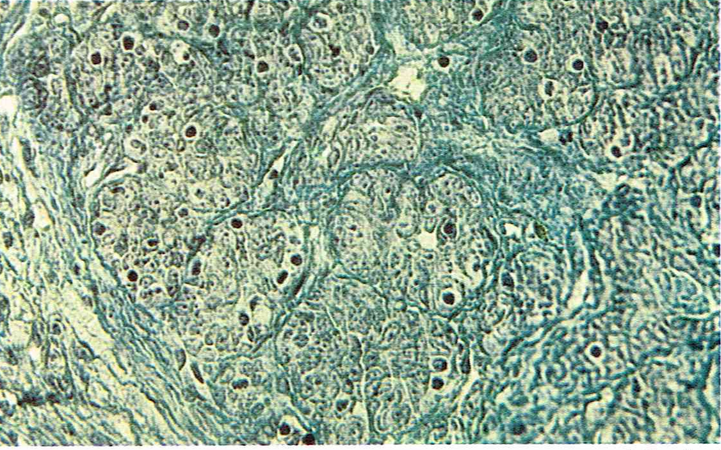
Croissance extensive, agressive ; infiltration et destruction.
Tendance à la formation de *métastases* (colonies tumorales secondaires).
— Quelle que soit l'origine tissulaire de la tumeur, celle-ci utilise le conjonctif et les vaisseaux à son profit (soutien, nourriture).
Par contre : détruit les épithéliums, le tissu adipeux, les muscles et les nerfs.
— Tumeurs d'origine épithéliale ; *carcinomes.*
Exemple : carcinomes épidermique, bronchique, hépathique, etc. Termes fréquents : broncho-carcinome, hépato-carcinome, etc., pour l'épiderme : épithélioma.
— Tumeurs d'origine non épithéliale : *sarcomes.*
Exemple : myosarcome (muscle),
fibrosarcome (conjonctif s. s.),
chonchosarcome (cartilage),
ostéosarcome (os), etc.
— Les tumeurs des tissus non solides sont des *hémosarcomes* ou *leucémies.*

TUMEURS DYSGÉNÉTIQUES

Elles sont la conséquence d'une différenciation anormale durant l'embryogenèse.
— Hétérotopies fertiles.
Une masse de cellules inemployées se développe et se différencie tardivement → surplus tissulaire plus ou moins complexe ; croissance limitée.
— Tératomes.
Mélange chaotique de tissus. Types divers suivant localisation.
Croissance limitée ; pourtant, cancérisation possible.



J. Bouchard



J. Bouchard

▲ A gauche, hétérogénéité de la structure des tumeurs mammaires de souris C_3H : on observe, en haut, une masse de tissu tumoral dont les cellules sont groupées en éléments d'aspect sécréteur : remarquer la lumière des acini glandulaires ; par contre, en bas et à droite, le tissu tumoral est d'aspect anaplasique : aucune lumière n'est visible et l'activité glandulaire est apparemment nulle. L'ensemble porte le nom d'adéno-carcinome (coloration topographique). A droite, l'adéno-carcinome mammaire tue les souris en un ou deux mois : il n'a pas de pouvoir métastasique (d'essaimage) considérable, mais sa vitesse de croissance est impressionnante ; en conséquence, les tumeurs finissent par faire craquer le tégument et entraînent la mort de l'animal par épuisement et infection.

▶ Page ci-contre, localisation des métabolites fluorescents du 3,4-benzopyrène (BaP) non éliminés après un ou plusieurs badigeonnages de la peau par la solution cancérigène.

cancers digestifs. La connaissance de nombreuses variétés de tumeurs humaines est relativement récente. Trousseau, Leblanc puis Broca, entre 1828 et 1857, comprirent tout le parti que l'on pouvait tirer de l'étude comparée des tumeurs animales. Parallèlement, l'utilisation du microscope fut un progrès décisif. A la fin du XIX[e] siècle, on avait ainsi dressé un *inventaire* des types de tumeurs bénignes et malignes les plus fréquentes.

Tumorigenèse expérimentale

L'étude précise de la croissance tumorale implique que l'on dispose d'un matériel biologique abondant. Il est possible de provoquer systématiquement des tumeurs chez les animaux de laboratoire. On peut ainsi *greffer* sur un nombre élevé de receveurs les fragments d'une tumeur spontanée ; par ailleurs, divers *agents physiques* ou *chimiques* ainsi que certains *virus* sont plus ou moins fortement *cancérigènes*.

La greffe de cancer humain fut tentée, dès 1774, par Peyrilhe : le chien porte-greffe élimina rapidement le tissu transplanté *(hétérogreffe)*. C'est seulement en 1912 que Murphy parvint à faire vivre dans l'*embryon* de poulet des cellules d'un sarcome du rat. Mais des *allogreffes* effectuées sur des individus d'une même espèce ont beaucoup plus de chances de réussir (Hanan, 1889 ; Mora, 1891 ; Hegner, 1913, etc.). Entre 1940 et 1960, de très nombreux travaux ont permis d'établir une liste des tumeurs les plus adéquates pour la greffe, donc pour l'expérimentation ultérieure. Il s'est avéré que diverses tumeurs sont difficilement greffables, sauf si l'on utilise comme porteurs des animaux appartenant à la même lignée pure que l'animal donneur. Cependant, dans l'ensemble, il apparaît que les cellules tumorales sont moins facilement « reconnues », donc rejetées, que les cellules normales. La greffe permet ainsi d'utiliser un grand nombre d'animaux tumoraux, ce qui est indispensable pour l'expérimentation. Pourtant, il faut souligner le fait que les cancers greffés ne réagissent pas toujours comme le cancer initial ; il semble que le terrain de l'individu porteur joue un rôle essentiel dans le comportement des greffons, qui, en fait, ne sont pas profondément incorporés à l'hôte, mais seulement supportés, un peu comme de simples parasites internes ; c'est pourquoi nombre de résultats enthousiasmants, notamment sur le plan thérapeutique, perdent beaucoup de leur intérêt quand on constate qu'il est difficile de parvenir à des résultats semblables avec des tumeurs *spontanées* de même nature mais beaucoup moins sensibles à la plupart des agents expérimentaux.

On peut provoquer l'apparition de tumeurs chez des animaux très variés. Les agents sont très nombreux et leur liste s'allonge d'année en année. Il faut en distinguer deux types : ceux qui provoquent l'apparition d'un pourcentage élevé de tumeurs et qui sont donc susceptibles d'une utilisation expérimentale, et ceux qui n'entraînent cette réaction que de manière exceptionnelle, chez 1 animal sur 400-500 et même plus.

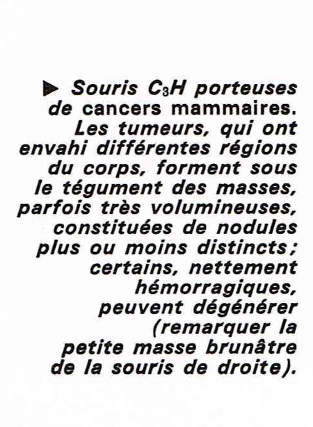
Ainsi, les **agents mécaniques,** les traumatismes de toute origine ne sont guère efficaces (ce qui est fort heureux). Il apparaît qu'en général l'irritation ne suffit pas à déterminer la tumorisation et jouerait seulement un rôle complémentaire.

Par contre, divers **agents physiques** peuvent être beaucoup plus efficaces. Si l'on ne peut rien dire de très précis au sujet des *brûlures*, par contre, on dispose de nombreux résultats concernant les *irradiations*.

— Ainsi, le *rayonnement ultraviolet* provoque des cancers de la peau. C'est en 1928 que Findley a pu montrer cet effet, en irradiant des souris préalablement tondues. Les UV provoquent d'abord une actino-dermatite, irritation qui s'étend au derme et à sa vascularisation, puis il se forme secondairement un épithélioma (Lacassagne et Latarget, 1943). Chez l'homme, dont l'épiderme est relativement épais, il ne peut apparaître que des épithéliomas, fréquents chez les personnes qui travaillent au soleil ; mais chez le rat ou la souris, on obtient aussi des sarcomes car les UV peuvent atteindre facilement le derme. Le volume des tumeurs dépend très directement de la dose de rayonnement absorbée par le tissu sensible. Selon Heller, les longueurs d'onde les plus efficaces sont comprises entre 3 300 et 2 800 Å. Selon Blum, les UV entraîneraient immédiatement la transformation des cellules : les effets sont proportionnels au logarithme du temps qui suit l'irradiation. Chaque tumeur serait constituée par de nombreux « clones » produits immédiatement après le traitement.



J. Bouchard



▶ Souris C_3H porteuses de cancers mammaires. Les tumeurs, qui ont envahi différentes régions du corps, forment sous le tégument des masses, parfois très volumineuses, constituées de nodules plus ou moins distincts ; certains, nettement hémorragiques, peuvent dégénérer (remarquer la petite masse brunâtre de la souris de droite).

— Les *rayons X* ont une activité cancérigène marquée ; celle-ci dépend des conditions d'irradiation. Dès 1910, Marie avait obtenu des sarcomes chez le rat après un traitement local. Divers chercheurs sont parvenus depuis à des résultats de même nature, provoquant, suivant la technique utilisée, des épithéliomas (Bloch, 1923), des carcinomes thyroïdiens (Frantz, 1957), etc. Dès 1933, Lacassagne a souligné le fait que la cancérisation est favorisée par une inflammation chronique de l'organe irradié. En outre, on estime que les radiations ionisantes peuvent avoir une action à distance : perturbant localement les équilibres biochimiques, elles entraînent la dissémination dans l'organisme de substances qui peuvent être fort nocives sinon cancérigènes. Chez l'animal, l'irradiation totale de l'individu provoque des tumeurs de nature très diverse suivant la dose et l'espèce utilisées. Néanmoins, dans l'ensemble, il faut retenir deux faits principaux : les rayons X provoquent un déséquilibre endocrinien considérable, dont les conséquences sont mal connues (Maisin) ; la fréquence des leucémies provoquées est remarquable, et certaines souches de souris (AK) sont particulièrement sensibles. En 1953-54, Lorenz puis Kaplan sont parvenus à montrer que les taux de leucémies sont considérablement réduits si, durant l'irradiation totale, on protège un organe hématopoïétique (plaque de plomb). Ces travaux sont à la base d'un très grand nombre d'expériences (par exemple, les travaux de Mathé et ses collaborateurs, qui sont parvenus à compenser une partie des effets des RX par des injections de moelle osseuse). La tumorigenèse par les RX est également possible chez les Insectes, en particulier la drosophile (Ghélélovitch, 1950-1960). Il faut remarquer que les Invertébrés peuvent supporter des doses de plusieurs milliers de röntgens alors que dans un lot de Mammifères, plus de la moitié des animaux sont tués avec des doses de 600 à 800 R (DL 50).

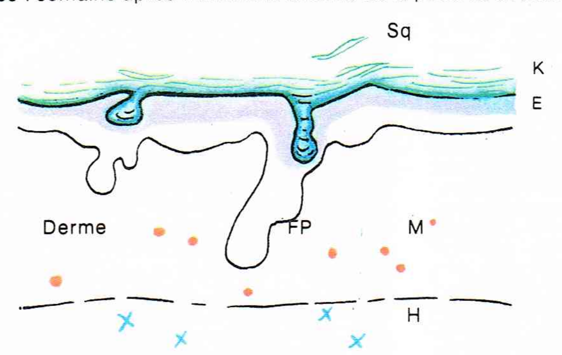
— Les *autres radiations ionisantes* sont également cancérigènes. Dès 1944, Lacassagne et Joliot ont montré que les neutrons provoquent très fréquemment des carcinomes chez le lapin ou chez les Rongeurs. Le pouvoir des radiations dépend du mode d'utilisation ; il est très variable dans le cas des radio-isotopes.

Un très grand nombre de travaux ont été effectués dans le domaine des radiations ; ces expériences sont très intéressantes car l'agent tumorigène, parfaitement connu, peut être administré d'une manière très précise, facilement mesurable ; mais, le mécanisme intime de la tumorisation n'a pas été découvert, même dans ces conditions, pourtant exceptionnellement favorables. On a cependant observé que la formation des tumeurs se produit tardivement dans la plupart des cas, longtemps après l'apparition, très précoce, des radiolésions (Lacassagne).

Un très grand nombre d'**agents chimiques** peuvent être cancérigènes. L'ère de la tumorisation par les produits chimiques a débuté, en 1915, après le travail de Yamagiwa et Ichikawa ; ces chercheurs furent des premiers à constater que les goudrons de houille provoquent l'apparition de cancers cutanés chez le lapin. En 1929, Kennaway put déterminer le composant actif, un hydrocarbure polycyclique, le 1,2-5,6-dibenzanthracène. On entreprit alors, dans le monde entier, une étude systématique des hydrocarbures et de leurs effets sur le tégument ; puis, très rapidement, on en vint à suspecter d'autres corps chimiques, et des essais avec des matériels biologiques très divers se multiplièrent. On sait maintenant qu'il existe des substances cancérigènes dans la plupart des familles chimiques.

— Les *hydrocarbures polycycliques,* abondants à notre époque fortement industrialisée, existent dans des proportions notables dans une multitude de déchets, en particulier à chaque fois qu'un matériel subit une pyrolyse : combustion de la houille, du pétrole, du mazout, de l'essence ou du tabac ; la condensation des fumées produites donne des goudrons, plus ou moins puissamment cancérigènes quand on les expérimente sur la peau de la souris ; de plus, on estime que des hydrocarbures entraînés par les fumées (phase gazeuse) peuvent être cancérigènes au niveau des voies respiratoires (travaux initiaux d'Andervont et de Roffo). Outre le 1,2-5,6-dibenzanthracène, le 3 et le 20-méthyl-cholanthrène (3 et 20 MC) et le 3,4-benzopyrène (BaP) sont des cancérigènes très puissants. On a pu suivre leur mode de pénétration dans le tégument (Doniach, Mottram et Weigert, 1943) ;

Localisation des métabolites fluorescents du 3,4 benzopyrène non éliminés 1 semaine après traitement externe de la peau de souris.



K. kératine et squames (Sq) détachées de l'épiderme ; fluorescence blanc-bleu

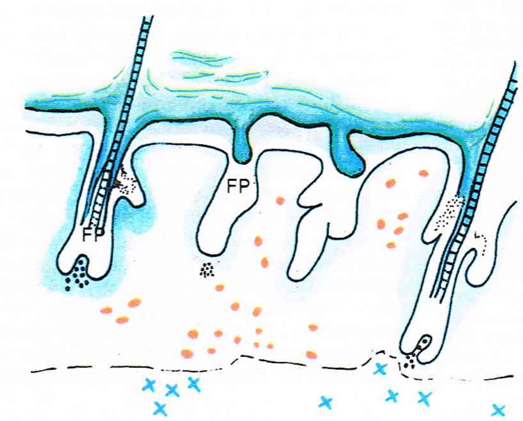
E. épiderme hypertrophié peu fluorescent, sauf dans la partie superficielle bleue pâle.

F.P. follicule pileux ayant perdu son poil et sa glande sébacée.

M. mastocytes.

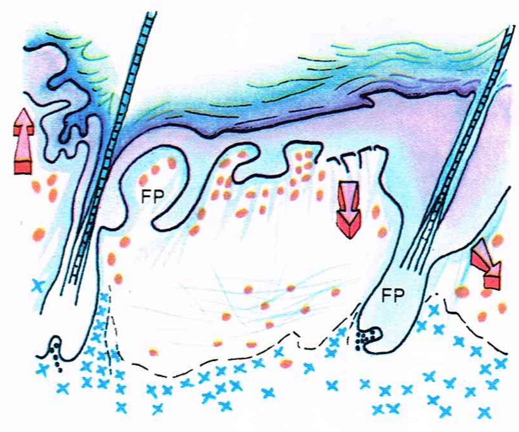
H. hypoderme à lipides pouvant contenir des carbures (X).

Localisation 1 semaine après le 3ᵉ traitement hebdomadaire



- kératine plus abondante
- épiderme un peu moins épais que dans le cas précédent
- follicules retrouvant une structure subnormale
- fluorescence bleue dans le derme, autour des follicules

Localisation 1 semaine après le 12ᵉ ou le 14ᵉ traitement hebdomadaire



- hyperkératinisation
- hyperplasie épidermique localement forte • hypertrophie
- fluorescence violette labile dans les couches superficielles de l'épiderme et dans une partie de la kératine (cf. BaP intact)
- mastocytes surabondants ; surtout au contact de l'épiderme
- lipides de l'hypoderme saturés d'hydrocarbures (bleus)

Flèches rouges : direction dans laquelle vont se développer les tumeurs.

Richard Colin

▶ *Page ci-contre, en haut à gauche, aspect de l'épiderme et des follicules pileux du tégument de souris traité au 3,4-benzopyrène (BaP). Une semaine après badigeonnage, l'épiderme est épaissi, tandis que les follicules ont rejeté leur poil. La « régénération » épidermique est commencée. Cette coupe, effectuée à congélation, puis colorée à l'orange d'acridine, montre, en lumière UV, que le cytoplasme de la plupart des cellules possède une fluorescence orangée, preuve d'une intense activité; remarquer le massif circulaire des cellules de la papille dermique; leur fluorescence générale est jaunâtre. Quelques mastocytes sont visibles dans le conjonctif. A droite, ébauche tumorale dans le tégument d'une souris traitée par le 3,4-benzopyrène (13 badigeonnages hebdomadaires); coupe à congélation observée en lumière UV après coloration par l'orange d'acridine. Profondément enfoncés dans le derme, certains follicules pileux se désorganisent et leurs cellules commencent l'invasion du tissu conjonctif.*

en effet, le BaP, par exemple, est fortement fluorescent, ce qui permet une étude microscopique de sa répartition dans les tissus observés en lumière UV. En 1941, Graffi et Bielka sont parvenus à établir que les carbures se fixent essentiellement sur les mitochondries des cellules épithéliales. La résorption de ces corps est assez lente et demande toujours de 5 à 8 jours suivant l'animal et les concentrations utilisés (Simpson et Cramer, 1943; Graffi et Bielka, 1963; obs. pers.); durant cette période, le cancérigène subit des transformations plus ou moins importantes au niveau de l'épithélium, et il est partiellement éliminé avec la kératine et le sébum; la transformation métabolique de ce qui reste s'achève dans le foie, après drainage par les vaisseaux sanguins (Boyland, 1964). Si le traitement de la peau est répété durant plusieurs semaines, il semble que, passé un certain stade, l'épiderme n'est plus capable d'assurer le début de transformation précédemment évoqué (obs. pers.).

Divers travaux montrent que la tumorisation et la cancérisation se font par *étapes;* le processus s'étend sur plusieurs mois. Ainsi, les hydrocarbures provoquent initialement une *intoxication,* voire une nécrose plus ou moins intense de l'épiderme (Iversen et coll.; 1961-1964); ensuite, vient une phase de *régénération,* avec une forte augmentation de l'activité mitotique *(hyperplasie);* puis un équilibre s'établit temporairement *(aplasie)* et l'épiderme paraît abandonner toute activité proliférative; c'est vers cette époque (5e semaine) que l'épiderme perd une partie de son pouvoir de dégradation du BaP; ensuite, et cela jusqu'à la formation des tumeurs, la prolifération reprend vigoureusement; des épithéliomas peuvent se former d'emblée (Rous et Kidd, 1941), mais, plus généralement, des *papillomes* (bénins) se développent d'abord; ces petites tumeurs végétantes peuvent évoluer rapidement vers le cancer puis devenir secondairement infiltrantes (J. Bouchard, 1971) : les tumeurs qui envahissent le derme puis l'hypoderme sont depuis « longtemps » des cancers; leur base prend un aspect radiculaire extrêmement caractéristique de toutes les tumeurs très malignes, expérimentales ou non.

Compte tenu du fait qu'un seul badigeonnage de la peau peut entraîner la formation de tumeurs (après plusieurs mois), les deux étapes principales de la tumorisation seraient l'*initiation* (due au cancérigène) et la *promotion,* c'est-à-dire la transformation effectivement visible et qui précède l'apparition des tumeurs (Berenblum, 1941). La promotion, qui s'accompagne toujours d'une nette hyperplasie, peut être produite par divers agents, physiques ou chimiques; ceux-ci ont donc un rôle adjuvant, ou *cocarcinogène;* par exemple, nombre de substances contenues dans la *fumée de tabac* sont des cocarcinogènes; on a beaucoup utilisé en laboratoire l'*huile de croton,* dont les effets sont très spectaculaires (Hieger, 1961); selon Setala et ses collaborateurs (1962), certains *tensio-actifs* ont les mêmes propriétés. A noter que si l'on n'utilise aucun cocarcinogène après le traitement par l'hydrocarbure, la promotion se déclenche « seule », mais beaucoup plus tard. Enfin, s'il est admis que l'initiation est irréversible, certains auteurs sont cependant parvenus à montrer qu'il n'en est pas toujours ainsi, du moins dans certaines conditions d'observation (Roe et coll., 1972).

Il faut insister sur le fait que les hydrocarbures polycycliques n'agissent pas de façon aussi néfaste sur tous les tissus expérimentés; certaines espèces sont réfractaires. Chez la souris elle-même, on constate que l'épiderme paraît être plus sensible que les follicules pileux durant les premières phases du traitement au BaP (obs. pers.); ensuite, il semble pourtant que la cancérisation se produise à partir du moment où les follicules s'incorporent aux tumeurs d'aspect bénin; on n'observe toutefois aucune tumorisation des autres organes et, en particulier, du foie, vers lequel sont drainées de grandes quantités d'hydrocarbures. Au niveau biochimique, il est évident que l'étude des troubles qui précèdent la cancérisation atteint un haut degré de complexité.

Il ressort d'une multitude d'expériences faites avec les hydrocarbures que le pouvoir cancérigène semble dépendre d'une zone particulière de la molécule, dite *zone K,* dont la configuration électronique est remarquable (Pullmann et Pullmann, 1965).

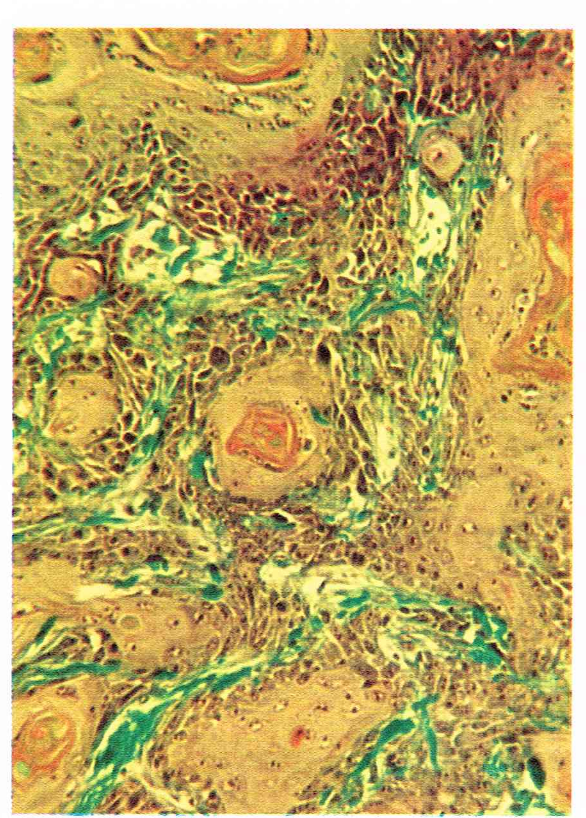
Certains hydrocarbures, faiblement cancérigènes ou non cancérigènes, peuvent être antagonistes des autres (travaux de Lacassagne, Buu Hoï et coll.).

— Les *amines aromatiques.* Plusieurs d'entre elles sont cancérigènes. Certaines sont responsables du cancer de la vessie qui sévissait parmi les ouvriers travaillant dans l'industrie des colorants : l'aniline ($C_6H_5NH_2$), les naphthylamines et la benzidine. Dès 1938, Hueper et ses collaborateurs parvinrent à montrer le danger que représentait la β naphthylamine : l'absorption de ce produit avec la nourriture ou son injection sous-cutanée provoquent des carcinomes de la vessie chez le chien; le temps de latence est de 20 à 32 mois avec une dose

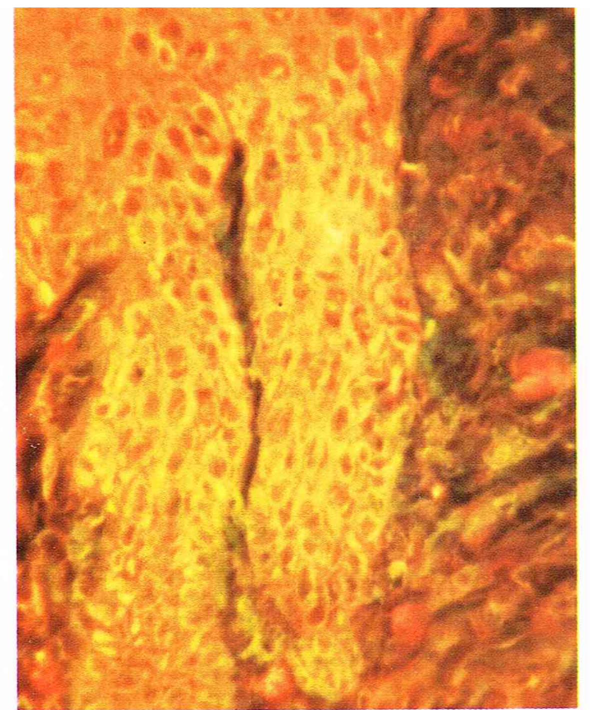
▶ *A gauche, tumeurs épidermiques observées après traitement de la peau de souris par le BaP; ce résultat a été obtenu après 15 badigeonnages hebdomadaires. Sur la peau traitée, plus ou moins dépilée, bourgeonnement de nombreuses tumeurs d'aspect papillomateux; on repère facilement un petit épithélioma (surface brun rougeâtre et croûtelleuse), ses bords, relevés, forment un bourrelet à croissance très active. A droite, coupe histologique au niveau du bourrelet de croissance d'un épithélioma type. On voit que les cellules épithéliales cancéreuses ne sont pas profondément dédifférenciées : leur kératinisation est possible (globes cornés). Noter le polymorphisme et la colorabilité variable de ces cellules. Les travées épithéliales ne sont pas bordées par une basale distincte : le processus d'invasion est déjà très avancé (coloration topographique).*



J. Bouchard



J. Bouchard


J. Bouchard


J. Bouchard

quotidienne d'environ 400 mg. Certains colorants, tels que l'auramine et le magenta, sont considérés comme très dangereux pour l'homme.

Certaines amines polyaromatiques sont également des carcinogènes puissants : par exemple, le 2-acétylamino-fluorène, le 4'-amino-2 : 3'-azotoluène (AAT) et le p-diméthylaminoazobenzène (DMAB). En 1941, Wilson et ses collaborateurs ont obtenu, avec le premier produit, un grand nombre de tumeurs chez le rat; celles-ci se localisent essentiellement sur le tractus urinaire. Les deux autres substances provoquent l'apparition de cancers du foie chez les Rongeurs; le DMAB (ou jaune de beurre, autrefois utilisé comme colorant alimentaire) est un agent extrêmement puissant; la formation des tumeurs s'effectue par *étapes* relativement distinctes, comme dans le cas des tumeurs épidermiques déjà évoquées (Farber, 1956); la cancérisation se produit au sein de nodules contenant des cellules qui ont perdu certains caractères de différenciation et qui sont devenues plus résistantes à l'agent toxique (Lacassagne, 1966). Divers auteurs ont constaté que les hydrocarbures polycycliques pouvaient inhiber l'action des hépatocarcinogènes (Richardson et Cuningham, 1951; Miller et coll., 1952; Miyaji et coll., 1953, etc.) ; cet effet peut être obtenu grâce à des carbures cancérigènes ou non cancérigènes.

— Les *agents alkylants* possèdent souvent, en plus de leur pouvoir mutagène, un pouvoir carcinogène très notable ainsi que l'ont constaté Boyland et Horning dès 1949; les types de tumeurs peuvent être très variés avec la NN-di(2-chloroéthyl) méthylamine ou la tri (2-chloroéthyl) amine qui sont des « moutardes » radiomimétiques. Il en est de même des époxydes tels que le diépoxybutane. On sait que les composés N alky-N nitroso sont cancérigènes : l'un d'eux, la diéthylnitrosamine, est connu depuis 1956 comme étant un hépato-carcinogène.

— Enfin, citons à part le cas de l'*uréthane*

$(NH_2—COO—C_2H_5)$;

c'est un agent qui augmente considérablement le taux des adéno-carcinomes pulmonaires de la souris; certaines souches sont particulièrement sensibles; le taux de tumorisation peut avoisiner 100 % chez la souris blanche Swiss.

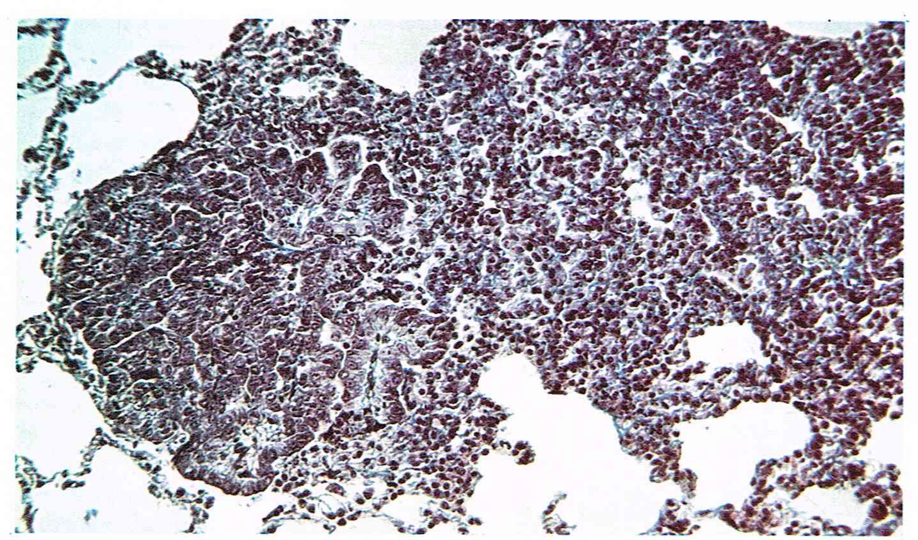
D'après ce qui précède on voit qu'il est possible de provoquer divers types de tumeurs dans des conditions qui permettent l'expérimentation ultérieure.

▼ Lésions produites par le tabac chez l'embryon d'Oiseau (poule) : au 5ᵉ jour d'incubation, on injecte au centre du jaune 0,25 ml d'une solution, très diluée, contenant des condensats de fumée. Les résultats au 10ᵉ jour montrent : à gauche, un embryon de taille normale mais présentant un œdème important et une hémorragie au niveau mandibulaire; au centre, un animal de petite taille, présentant un érythème intense; vaisseaux tégumentaires surabondants et quelques petites hémorragies; à droite, un animal de petite taille et monstrueux dont les yeux et la mâchoire supérieure sont atrophiés; il présente un érythème discret, mais noter la cavité viscérale très largement ouverte; la plupart des viscères font saillie hors de l'animal (cœlosomie).


J. Bouchard


J. Bouchard


J. Bouchard



J. Bouchard

▲ « **Adénome** » **pulmonaire** *chez une souris de race Swiss ayant absorbé de l'uréthane. Les cellules tumorales ont une allure qui rappelle celle du revêtement des bronchioles; elles s'organisent en travées complexes, mais peuvent se détacher et envahir de proche en proche les alvéoles pulmonaires (à droite).*

Insistons, pour finir, sur le fait qu'il existe divers **carcinogènes dont l'origine est endogène**; l'animal fabrique ces substances.

— Le cas du *cholestérol* est typique; en 1937, Shabad fut le premier à l'incriminer dans la formation de carcinomes hépatiques de l'homme. Les confirmations expérimentales sont multiples. L'injection de cholestérol entraîne la formation de sarcomes (Hieger, 1961).

— Les *œstrogènes,* fabriqués ou administrés à doses excessives, provoquent des tumeurs diverses; en particulier au niveau de la glande mammaire (Lacassagne); l'expérimentation a été faite surtout chez les Rongeurs, mais aussi chez le singe rhésus par exemple (elle a provoqué des tumeurs utérines). En fait, la liste des carcinogènes chimiques serait extrêmement longue.

C'est en 1903 que Borrel envisagea la participation des **virus** dans les processus tumoraux. L'idée se trouva renforcée dès 1908 par un travail d'Ellermann et Bang : ils réussirent la transmission d'une leucémie de la poule, grâce à des *filtrats acellulaires*. En 1910, Rous parvint à transmettre de la même manière un sarcome se développant également chez la poule. Les expériences de cette nature se multiplièrent, donnant des résultats positifs avec les matériels les plus divers.

Les théories sur la nature des processus de cancérisation

Ce chapitre sera seulement une brève évocation des problèmes.

Théorie du déséquilibre épithélium conjonctif (Thiersch et Waldeyer)

Cette ancienne théorie implique un « vieillissement » prématuré du conjonctif et, en conséquence, une hyperactivité pathologique de l'épithélium. On n'y croit guère, bien que l'on puisse noter effectivement une lésion du conjonctif avant l'apparition des tumeurs « chimiques ».

Théorie de l'irritation initiale (Virchow)

En fait, les irritations, les traumatismes d'origine mécanique ne seraient pas déterminants.

Théorie de l'origine embryonnaire (Lobstein et Récamier)

Des cellules embryonnaires n'ayant pas suivi les voies de différenciation normales pourraient, après une latence plus ou moins longue, évoluer dans le sens de la tumorisation. De fait, les dysembryoplasies existent bien; les tératomes représentent des cas troublants. Mais il a été prouvé que l'individu comporte de nombreux restes embryonnaires qui, en général, ne se transforment pas en tumeurs (Lombard).

Théories mutationnistes

Il est apparu très rapidement que l'aspect des cellules tumorales est généralement très particulier; on dit qu'elles sont *anaplasiques;* ne sont-elles pas alors de nouvelles races cellulaires? Au début du siècle, Hauser puis Boveri envisagèrent que la « défectuosité cellulaire » pût être initialement celle de la chromatine. L'idée se trouva renforcée aux alentours de 1920 après la découverte du processus des mutations. Depuis la première mise au point cohérente de Bauer (1928), la théorie de la *mutation somatique* a fait son chemin; en effet, il est évident qu'il existe dans les cellules tumorales un nombre élevé d'anomalies nucléaires et chromosomiques visibles, ce qui laisse supposer qu'il en est de même au niveau génétique.

Cependant, il faut souligner le fait que la mutation est bien loin d'entraîner automatiquement la tumorisation; ainsi Orgel, en 1963, notait-il que lors de chaque réplication de l'ADN, un certain nombre d'erreurs se glissent normalement dans le génome (facteur d'erreur 10^{-8}); si l'on évalue à 10^{13} le nombre de mitoses par jour chez l'homme, on voit que les modifications du génome sont considérables; mais il faut souligner qu'il existe chez l'individu normal des mécanismes de *régulation*. Ainsi, les cellules modifiées seraient détectées et éliminées par l'organisme. On a pu envisager que les cellules mutantes cancéreuses ne soient pas reconnues par l'organisme, donc pas détruites; en effet, il a été prouvé que de telles cellules ont perdu une partie de leur antigénicité (Zilber, 1958).

Mais on a vu, depuis, que les choses sont souvent plus complexes : certaines tumeurs possèdent des antigènes supplémentaires, hétérogènes ou non (Burnet, 1964). De plus les travaux de Fauve, Jacob et leurs collaborateurs (1974) tendent à prouver que les cellules tumorales peuvent déprimer les réactions immunologiques de l'hôte.

Une mutation viable conduirait à la formation d'une tumeur, à partir d'une *cellule transformée* dont la descendance constituerait un *clone*. Existe-t-il de tels clones de cellules possédant un équipement génétique sensiblement identique? C'est le cas d'une leucémie myéloïde chronique de la souris, où l'on dispose d'un critère de reconnaissance, d'un marqueur, le « chromosome Philadelphie »; on a trouvé des aberrations de certains chromosomes dans diverses tumeurs : c'est le cas pour le sarcome de Rous de la poule, de lymphosarcomes humains (Gariepy et Cadotte, 1970) et de tumeurs gastriques (Simons, 1966); les travaux expérimentaux de Boué, Vigier et Montagnier permettent de penser que ces exemples ne sont pas limitatifs.

Mais il faut souligner le fait que la très grande majorité des « petites anomalies » à l'échelle moléculaire demeure en général totalement *cachée*. On a cru pouvoir noter un certain parallélisme entre le pouvoir mutagène de substances chimiques diverses et leur pouvoir d'induire la formation de tumeurs. Il y a là matière à controverse (Burdette, 1955). Les corps les plus cancérigènes sont loin d'être les mutagènes les plus efficaces (Demerec). Seul cas vraiment très troublant, celui des « moutardes à l'azote »; ces substances ont les mêmes effets que les RX eux-mêmes. Quoi qu'il en soit, divers auteurs ont montré que les cancérigènes se lient aux protéines et en particulier aux *protéines nucléaires* (Price et les Miller); les hépatocarcinogènes se fixent aussi sur les *acides nucléiques* (Marroquin et Faber, 1962; Williard et Irving, 1964); en conséquence les cancérigènes entraîneraient, selon Kidson et Kirby (1965), des erreurs de transcription qui deviendraient permanentes.

En 1936, Plate émit l'hypothèse d'une *mutation cytoplasmique*. Nombre de chercheurs ont été séduits par cette idée; de nombreux faits expérimentaux paraissent en effet la confirmer. Selon Graffi et Bielka (1963) une telle mutation serait possible au moins au niveau des mitochondries; or nous savons maintenant que ces organites, où s'accumulent par exemple les hydrocarbures cancérigènes, contiennent de l'ADN. Notons que, parallèlement, diverses tumeurs paraissent être constituées de cellules qui, appauvries en enzymes (Pitot, 1959), peuvent manifester des déviations de leur métabolisme. On rejoignait là une théorie de la cancérisation, la *théorie métabolique* émise dès 1926 par Warburg; selon lui, la formation des tumeurs était la conséquence d'une réduction de l'activité respiratoire et d'une augmentation de la glycolyse anaérobie; divers cancérigènes réduisent ainsi les phénomènes respiratoires : uréthane, thiourée, RX, hydrocarbures, etc. (travaux de Dianzani, 1953; Emmelot et Bos, 1957). Par contre, il semble que certaines tumeurs possèdent encore une activité respiratoire proche de la normale.

Nucléaires ou cytoplasmiques, une, ou plutôt des mutations somatiques successives, se traduisant par la perte de certaines enzymes, respiratoires ou autres, entraîneraient la conversion de la cellule normale en cellule cancéreuse.

Si l'on accepte l'hypothèse de *« feedback-deletion »* de Potter (1958), « la perte fonctionnelle d'un ou de plusieurs chaînons des mécanismes de rétroaction, qui règlent normalement la croissance de la cellule, pourrait entraîner un rythme accéléré des divisions » (Lacassagne, 1966).

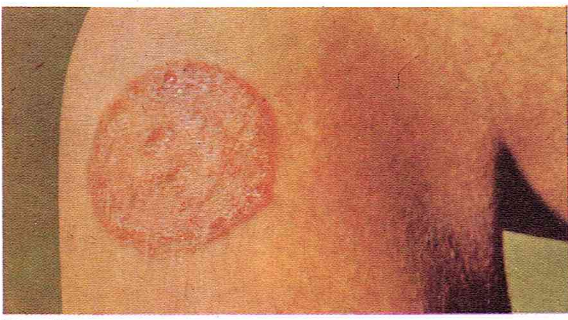
Dans le cas du foie, les hépatocarcinogènes empêchent la formation de diverses enzymes mitochondriales impliquées dans la *phosphorylation oxydative;* d'autre part ils bloquent la synthèse d'*enzymes de « détoxication »* fabriquées dans le réticulum endoplasmique, ce qui détruit l'une des fonctions essentielles de la cellule hépatique : ne pouvant « désamorcer » les agents toxiques qui l'envahissent, elle devient alors cancérisable ; cet effet des carcinogènes est inhibé par diverses substances qui, elles, favorisent la formation de telles enzymes (Cooney et Miller, 1956).

La nature des effets produits par les carcinogènes sur les acides nucléiques n'est pas encore bien connue. Nous avons déjà vu, en parlant de la différenciation cellulaire, que Guillé et Quétier (1973) concevaient la transformation prétumorale comme une transformation de l'hétérochromatine, particulièrement sensible à divers agents; de fait, la nature des acides nucléiques est profondément modifiée lors de la formation des tumeurs (voir chapitre des tumeurs végétales). Il ressort de travaux récents que les lésions de l'ADN provoquées par les UV ou les carcinogènes sont importantes et concernent l'ensemble de la molécule; mais ces lésions seraient très rapidement réparées par la cellule (Regan et Setlow, 1974), sauf aux niveaux qui correspondent à l'accumulation d'hétérochromatine (Harris et coll., 1974) ; on a donc là un argument en faveur du rôle essentiel que peut jouer cet ADN « particulier ».

Théorie virale

L'action cancérigène de virus est un fait incontestable. Les virus carcinogènes entraînent *rapidement* la transformation maligne des cellules infestées; leur voie d'action est donc plus directe que celle des autres facteurs cancérigènes : les virus du sarcome de Rous ou des leucoses aviaires produisent cette transformation en quelques heures ou quelques jours (revue de Graffi et Bielka, 1963). De plus, et c'est un point fondamental, le « noyau » des particules virales est constitué par des *acides nucléiques.* On trouve des virus à ADN, en particulier dans le cas du papillome de Shope du lapin, dans le cas du polyome et de tumeurs adénomateuses; le sarcome de Rous et les leucémies aviaires ou de la souris contiennent des virus à ARN. Le nombre des virus mis en évidence chez les animaux s'est considérablement accru depuis une dizaine d'années. Rien de vraiment convainquant n'a été observé dans le cas des tumeurs humaines (selon Mathé, 1973). Cependant, il faut remarquer que certains virus parasites d'animaux peuvent infester des cellules humaines; c'est le cas du virus d'une tumeur rénale du singe rhésus, ou SV 40 (simian virus) : en culture de tissus il contamine généralement le rein de singe mais aussi le hamster et provoque la transformation tumorale de cellules humaines (Koprowski et coll., 1962; Block et coll., 1963) ; ici, la période de *latence* est longue et durant ce temps les particules virales ne sont pas visibles dans la cellule. En 1963, Sabin et Koch ont greffé quelques-unes de ces cellules à des animaux; ils ont obtenu la formation de tumeurs dont les cellules contenaient des virus visibles ; on en déduisit que les cellules cultivées contenaient bien le *virus sous une forme latente.* En 1963, Graffi et Bielka considéraient cet état masqué comme « un état organisé non corpusculaire des éléments viraux », impliquant « une liaison étroite de la substance virale avec les substrats génétiques de la cellule ».

Faut-il considérer les virus carcinogènes comme les facteurs étiologiques proprement dits de tous les cancers ? On peut l'admettre; on doit alors considérer comme de simples adjuvants les carcinogènes chimiques ou physiques dont il a été question précédemment. Dans le cas des tumeurs humaines le microscope électronique ne permet pas de déceler la présence de virus cancérigènes, alors qu'on peut en observer dans de nombreuses tumeurs animales (Fawcett, 1956; Bernhard 1957; Gross, 1956; Dmochowski, 1957; Graffi et coll., 1963; Finkel, 1966). Les techniques immunologiques ont apporté des résultats expérimentaux qui tendent à confirmer l'hypothèse du virus latent (Stocker, 1964.). Chez l'homme, il



Strumillo

◀ ***Lésion épidermique due à un virus, celui de l'herpès.***

apparaît que certaines tumeurs contiennent un antigène spécifique dont l'origine pourrait être virale (Jasmin et Mathé, 1972) ; ces résultats ne sont pas encore décisifs. Les techniques d'hybridation moléculaire sont maintenant particulièrement prometteuses.

Il semble que le cancer ne soit pas une maladie héréditaire ; est-ce une maladie transmissible par contact entre individus ? Ce n'est pas prouvé (Mathé, 1973) ; il faut souligner ici l'exemple des adéno-carcinomes mammaires de la souris : on sait depuis longtemps qu'ils sont transmis de la mère aux petits par un facteur contenu dans le lait (Korteweg, 1936 ; Bittner, 1936) ; le virus a été observé pour la première fois par Bernhard, Oberling et ses collaborateurs (1955-1957).

Un dernier point, particulièrement important : en 1970, Burhitt est parvenu à montrer qu'une tumeur proche des leucémies peut être transmise par un moustique africain ; or on pense maintenant qu'elle est due à une infestation virale; le virus serait *proche de celui de l'herpès* et il agirait comme cofacteur d'un *oncornavirus* « normalement » contenu dans les cellules et dont la nature est proche de celle des virus des tumeurs animales; selon J. Bernard (1973) et Latarget (1972), le *concept d'association* est de portée générale; dès 1963, Hanafusa et ses collaborateurs avaient constaté l'existence de virus « imparfaits » chez l'animal; le virus du sarcome de Rous (VSR) n'est oncogène (cancérigène) que s'il est « soutenu » par un facteur viral associé (VAR) découvert par Rubin et Vogt en 1962.

Quoi qu'il en soit, la nature du « terrain » individuel est un des éléments déterminants de la tumorigenèse; les facteurs qui caractérisent ce terrain sont, somme toute, assez mal connus; pourtant les spécialistes s'accordent à penser qu'une « fragilité biochimique », générale ou non, peut être un élément prédisposant (par exemple c'est le cas pour les *agammaglobulinémies*).

Les tumeurs végétales

De nombreux travaux ont été effectués sur les tumeurs végétales. Deux raisons principales peuvent expliquer cette abondance d'expériences. Les tumeurs végétales sont comparables sous de multiples aspects aux tumeurs animales, et il est possible, grâce aux cultures de tissus, de faire une étude systématique des processus de transformation de la cellule saine en cellule tumorale. Nous insisterons particulièrement sur le *crown-gall,* qui est une tumeur végétale provoquée par une Bactérie, *Agrobacterium tumefaciens;* la Bactérie virulente, introduite dans un tissu de plante susceptible préalablement conditionné par une lésion, détermine la transformation de cellules sensibles en cellules tumorales. Le terme *tumeur* sera attribué uniquement aux néoplasmes à croissance illimitée se développant en l'absence de l'agent inducteur.

Les tumeurs provoquées par le virus *Aureogenus magnivena,* les tumeurs génétiques et les tissus anergiés (ou habitués) seront brièvement décrits dans un souci de généralisation.

Tumeurs de crown-gall

Description et mode de formation

Les tumeurs de crown-gall, ou « galle du collet », ont été découvertes en 1906 par Smith sur les tiges de chrysanthèmes infectés par la Bactérie *Agrobacterium tumefaciens.* La méthode la plus courante pour obtenir des tumeurs de crown-gall est de pratiquer une *lésion,* à



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



M. Weinbaum - Laboratoire de biologie moléculaire végétale, Orsay

▲ *A gauche, culture* d'Agrobacterium tumefaciens, *Bactérie qui provoque diverses tumeurs sur une grande variété de plantes. A droite, tumeurs primaires âgées de 4 semaines, provoquées sur un plan de* Bryophyllum daigremontianum *par la Bactérie* Agrobacterium tumefaciens *(souche B_6); il est possible de voir des racines se développant à la surface d'une feuille tumorisée.*

l'aide d'une aiguille stérile, sur un entre-nœud de plante susceptible. La plaie est recouverte d'un coton humide pour réduire au minimum la contamination et éviter le dessèchement des tissus entourant la plaie. 48 heures plus tard, une inoculation est faite avec une souche virulente d'*A. tumefaciens* prélevée en phase logarithmique de croissance. De petites tumeurs sont détectables au bout de deux semaines.

Les cultures de tissus tumoraux peuvent être obtenues sans contamination par la Bactérie virulente, en utilisant les trois méthodes suivantes : le prélèvement de tumeurs secondaires (métastases) qui se forment sur certaines plantes (soleil, chrysanthème) ; le prélèvement des zones stériles des tumeurs primaires (soleil, artichaut, tabac) ; le chauffage des tissus transformés à 46-47 °C, ce qui provoque la mort des Bactéries sans influencer le développement des tumeurs.

Cette description rapide de l'induction tumorale fait apparaître l'influence de trois facteurs primordiaux dans le déterminisme du crown-gall : la Bactérie, l'hôte et les processus de lésion de l'hôte. Nous allons examiner quelles sont les caractéristiques et les variations possibles de ces trois facteurs.

Virulence de la Bactérie

La Bactérie *Agrobacterium tumefaciens* appartient à l'ordre des *Rhizobiaceae*. C'est une Bactérie anaérobie facultative, Gram négative, couramment rencontrée dans le sol ; elle possède de un à six flagelles. La nature des tumeurs obtenues dépend à la fois de la souche d'*A. tumefaciens* utilisée et de la nature de l'hôte susceptible. Par exemple, la souche B_6 induit de grosses tumeurs indifférenciées sur une grande variété de plantes. Par contre, la souche T_{37} est modérément virulente : elle provoque soit des tumeurs se développant lentement, soit des tumeurs très complexes se redifférenciant, appelées *tératomes*. Ces dernières se forment d'ailleurs sur des plantes connues pour leurs grandes capacités de régénération, telles que *Nicotiana tabacum* et *Bryophyllum daigremontianum*.

La Bactérie *A. radiobacter*, espèce très proche d'*A. tumefaciens*, n'est pas tumorigène ; c'est pourquoi elle est souvent choisie comme contrôle bactérien au cours des expériences d'induction tumorale.

Nature de l'hôte

Les tumeurs de crown-gall peuvent être induites sur un grand nombre d'espèces de plantes supérieures (142 genres au moins ont été dénombrés, appartenant à 61 familles) comprenant de nombreuses Dicotylédones et quelques Gymnospermes. Par contre, très peu de Monocotylédones semblent susceptibles et les rares résultats positifs décrits sont controversés.

Si l'âge de l'hôte ne paraît pas critique, on utilise toutefois généralement des germinations bien développées ou des boutures à tiges épaisses (5 mm de diamètre). Les tumeurs sont souvent induites sur les tiges, mais il est facile d'en obtenir sur les feuilles et sur les racines.

Rôle de l'hôte dans les processus de lésion

Les cellules hôtes dans le voisinage de l'infection doivent être conditionnées par une lésion de type mécanique. C'est une obligation absolue pour obtenir des tumeurs : jusqu'à maintenant, aucune transformation n'a été décrite en l'absence de lésion naturelle ou provoquée. Dans le cas des tissus de *Vinca rosea*, Braun a montré que la vitesse de développement des tumeurs est dépendante de la durée de la période qui sépare le moment de la lésion de celui de l'infection. Cette vitesse atteint un maximum 48 h après la lésion, et décroît au-delà de cette durée. Les Bactéries doivent être viables pour réussir la transformation, mais elles restent strictement localisées dans les espaces intercellulaires et dans les tissus blessés : elles ne pénètrent pas dans les cellules intactes au voisinage de la plaie ou du moins pas sous une forme reconnaissable par les procédés cytologiques classiques.

Quels sont les supports biochimiques de la virulence bactérienne et de la susceptibilité de l'hôte ? Quelles sont, au cours de la phase de conditionnement, les modifications subies par celui-là, qui permettent l'induction tumorale ? La comparaison à différents niveaux des propriétés des tissus sains et des tissus tumoraux correspondants fournit quelques renseignements à ce sujet.

Comparaison des propriétés des tissus sains, des cultures de tissus sains et de tissus tumoraux

Niveau cytologique

Pendant les quatre jours qui suivent l'inoculation, les cellules tumorales potentielles sont caractérisées par l'accroissement des volumes nucléaires et nucléolaires, accompagné de l'augmentation des quantités respectives d'ADN, d'ARN et de protéines de type non histonique dans le nucléole et le cytoplasme. Des changements semblables sont observés dans les tissus sains de contrôle, blessés et non infectés, mais ils sont généralement transitoires et moins prononcés que dans les tissus infectés. De plus, un retour aux conditions initiales est observé lorsque les processus de cicatrisation sont terminés. Donc, à ce niveau cytologique, l'état tumoral pourrait être comparé à un état de lésion dont les caractéristiques se maintiendraient au lieu d'être transitoires.

L'examen histologique des tumeurs intactes ou des cultures de tissus tumoraux montre des masses très désorganisées de petites cellules, se divisant très rapidement, et de très larges cellules géantes mono- ou multinucléées, mélangées à des groupes peu organisés d'éléments vasculaires. La polyploïdie et la polyténie sont des caractéristiques de nombreux tissus tumoraux ; cependant, ceux de soleil restent souvent diploïdes. Ces faits cytologiques et histologiques anormaux décrits dans les tissus tumo-

raux sont comparables à ceux qui existent dans les cultures de tissus sains : il semblerait donc qu'ils ne soient pas liés au mécanisme même de la transformation tumorale.

Niveau physiologique

Trois critères physiologiques ont été initialement retenus pour qualifier une excroissance tumorale, qu'elle soit naturelle ou expérimentale :

— elle prolifère indéfiniment, d'une manière anarchique, sur l'hôte où elle a pris naissance ;

— elle est reproductible par greffe sur un tissu sain ;

— elle est susceptible d'être mise en culture *in vitro* sur des milieux stériles ne permettant pas la prolifération du tissu sain correspondant.

Ce dernier critère paraît le plus intéressant ; il a été découvert par White et Braun en 1942. Ces chercheurs montrèrent que des cultures de tissus de crown-gall stériles de soleil se développent rapidement sur un milieu simple contenant des sels minéraux, trois vitamines et du saccharose, alors que les cultures de tissus sains correspondants nécessitent la présence de facteurs de croissance tels que l'auxine. Ces observations ont été, par la suite, confirmées et appliquées à d'autres tissus végétaux.

Il est maintenant bien établi que l'un des critères fondamentaux de la transformation tumorale est la simplification des exigences nutritionnelles des cellules hôtes. Il faut cependant noter que, comme ces exigences varient suivant le tissu sain considéré, le degré de simplification varie aussi. Ainsi, les tissus de crown-gall de *Vinca rosea* peuvent se développer sur un milieu ne contenant pas les composés suivants : auxine, cytokinines, mésoïnositol, glutamine, asparagine, acide guanylique et acide cytidylique, alors que les tissus de crown-gall de soleil sont seulement autonomes à l'auxine. D'une manière générale, les tissus tumoraux contiennent plus d'auxines que les tissus sains correspondants.

Cette autonomie des tissus tumoraux par rapport aux facteurs de croissance exogènes correspond-elle à une régulation différente existant dans les cellules tumorales ou à une absence de régulation de la production des facteurs de croissance, entraînant une croissance anarchique ? Il est très difficile de répondre à cette question : en effet, les séquences de synthèse des facteurs de croissance sont encore mal connues, et les gènes de structure qui contiennent l'information pour la synthèse de ces enzymes sont totalement inconnus.

Niveau biochimique

Depuis quelques années, de nombreuses équipes se sont efforcées de définir des critères biochimiques, qui semblent souvent plus faciles à mesurer et à reproduire que certains critères physiologiques. L'idée fondamentale est de trouver *un* ou *n* éléments biochimiques caractéristiques de l'état tumoral : le ou les éléments doivent être *présents dans le tissu tumoral* et *absents dans le tissu sain* correspondant ; s'il y a transfert de l'agent oncogène à l'hôte, il est nécessaire de montrer que le ou les éléments sont effectivement transférés intacts ou plus ou moins modifiés de la Bactérie à la cellule saine. Deux groupes de substances ont particulièrement retenu l'attention des chercheurs : les acides nucléiques (ADN et ARN) et les protéines et acides aminés présents uniquement dans les tissus tumoraux.

— *Les acides nucléiques*

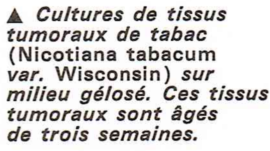
Les ADN extraits de tissus sains, de cultures de tissus sains et de cultures de tissus tumoraux ont la même densité de flottation et pratiquement la même composition nucléotidique moyenne.

La présence de tout ou d'une partie de l'ADN bactérien intégré dans le génome des cellules de l'hôte ainsi que l'expression de cet ADN dans les cellules tumorales semblent bien établies. En utilisant des techniques d'hybridation moléculaire (ADN/ADN et ADN/ARN), il est possible de montrer que l'ADN de cultures de tissu tumoral possède plus de séquences communes avec l'ADN de la Bactérie oncogène que l'ADN isolé des tissus de la plante saine correspondante. De même, des ARN s'hybridant avec l'ADN de la Bactérie oncogène existent dans le tissu tumoral et sont indétectables dans le tissu sain. A ce stade de l'analyse, il est facile d'imaginer qu'une partie au moins de l'ADN bactérien est transférée à la cellule hôte au cours de l'induction tumorale.

En fait, le problème se complique lorsque l'on affine les techniques d'hybridation moléculaire, en les appliquant à l'étude comparative des cultures de tissus sains et de tissus tumoraux issus de la même plante saine. L'ADN de la Bactérie *A. radiobacter*, non oncogène, a autant de séquences communes avec l'ADN isolé de cultures de tissu tumoral que celui provenant de la Bactérie oncogène. L'ADN isolé de cultures de tissu sain et l'ADN isolé de cultures de tissu tumoral correspondant ne peuvent être différenciés par leurs capacités d'hybridation avec l'ADN isolé de la Bactérie oncogène. Dans ce dernier cas, nous constatons que le passage de l'état *tissu de plante saine* à l'état *culture de tissu* entraîne une augmentation de la quantité de séquences communes avec l'ADN de la Bactérie inductrice du crown-gall.



M. Weinbaum - Laboratoire de biologie moléculaire végétale, Orsay



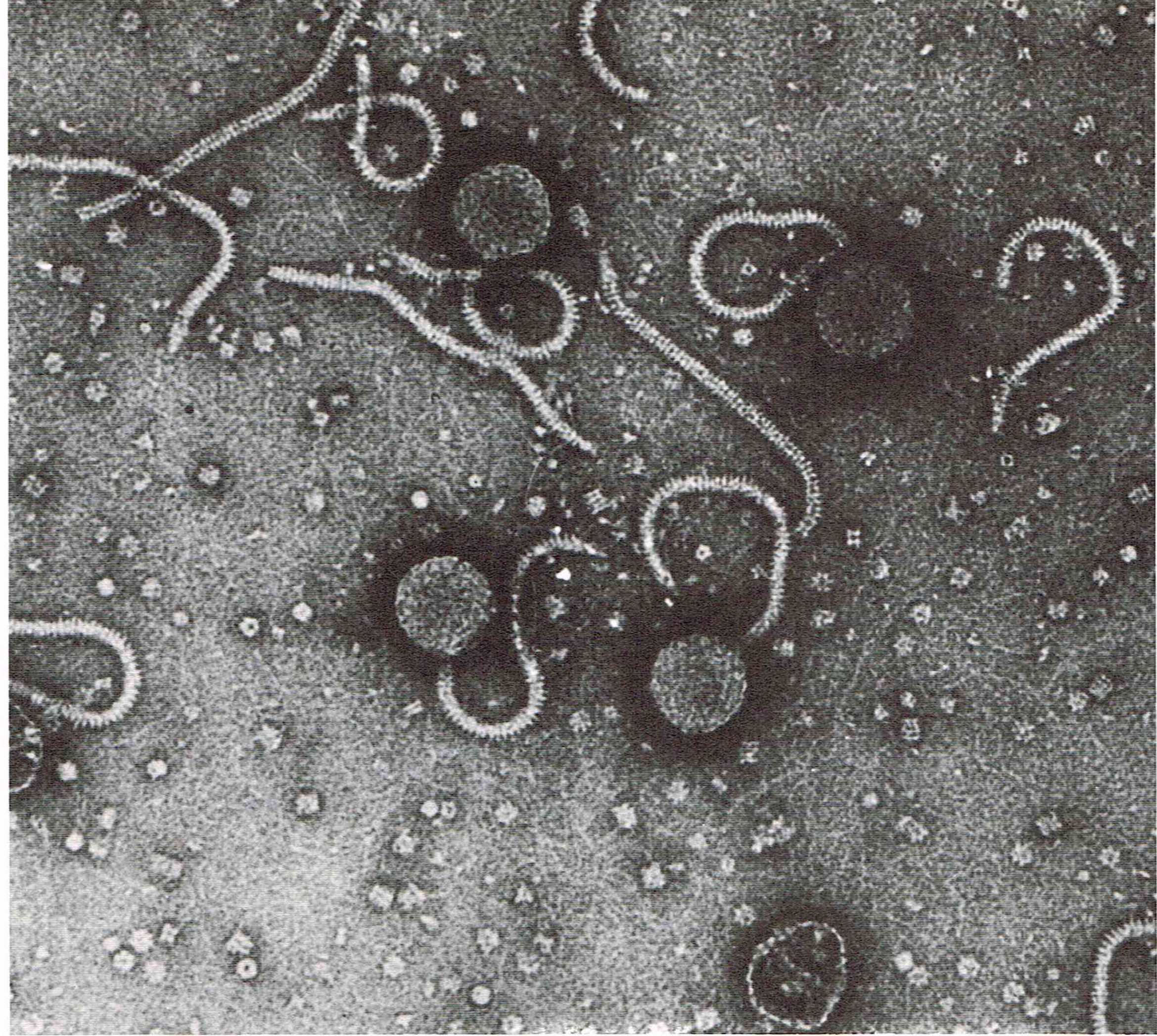
▲ ***Cultures de tissus tumoraux de tabac*** **(Nicotiana tabacum** ***var.*** **Wisconsin)** ***sur milieu gélosé. Ces tissus tumoraux sont âgés de trois semaines.***



M. Weinbaum - Laboratoire de biologie moléculaire végétale, Orsay

◀ **Tératomes,** ***âgés de deux mois, provoqués sur une tige de*** **Bryophyllum daigremontianum** ***par la Bactérie*** **Agrobacterium tumefaciens** ***(souche T₃₇).***

▶ *Microphotographie électronique de phages isolés de tissus tumoraux d'*Opuntia vulgaris *provenant d'une tumeur produite par* Agrobacterium tumefaciens *(souche* « Anthemis » *mise en culture en 1946)* [× *160 000*].



D'après Vieu, Tourneur et Daugnet, 1974 - Institut Pasteur, Service des virus

Ce résultat peut paraître très surprenant, si l'on écarte l'hypothèse d'une contamination antérieure par la Bactérie *A. tumefaciens* sans qu'il y ait transformation.

— *Les protéines et les acides aminés*

Si l'ADN bactérien est présent dans les cellules transformées, il est intéressant de vérifier s'il est fonctionnel ou non. Nous avons vu qu'il était transcrit; est-il traduit en protéines de type bactérien dans les cellules tumorales? Différents auteurs ont montré qu'il existait dans les cultures stériles de divers tissus tumoraux des antigènes spécifiques de la Bactérie inductrice, alors que ceux-ci ne sont pas détectables dans les cultures de tissus sains correspondants. Ces antigènes spécifiques des tissus tumoraux représenteraient donc une partie de l'expression des gènes d'origine bactérienne, dans les tissus de crown-gall.

L'étude du métabolisme azoté des cultures de tissus tumoraux a permis de découvrir des acides aminés, dits anormaux, spécifiques de la souche inductrice de la tumeur considérée. Ces acides aminés ont été baptisés octopine, nopaline et lysopine. Ils proviennent soit de l'arginine (pour les deux premiers), soit de la lysine, mais ils n'ont jamais été mis en évidence dans des protéines cellulaires.

$$\begin{array}{l} NH_2\text{—}\underset{\underset{NH}{\|}}{C}\text{—}NH\text{—}(CH_2)_3\text{—}CH\text{—}COOH \\ \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\quad | \\ \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\;\; NH \\ \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\quad | \\ \qquad\qquad\qquad\qquad CH_3\text{—}CH\text{—}COOH \end{array}$$

Octopine

$$\begin{array}{l} NH_2\text{—}\underset{\underset{NH}{\|}}{C}\text{—}NH\text{—}(CH_2)_3\text{—}CH\text{—}COOH \\ \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\quad | \\ \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\;\; NH\text{—}COOH \\ \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\quad | \\ \qquad\quad HOOC\text{—}(CH_2)_2\text{—}CH\text{—}COOH \end{array}$$

Nopaline

$$\begin{array}{l} NH_2\text{—}(CH_2)_4\text{—}CH\text{—}COOH \\ \qquad\qquad\qquad\quad | \\ \qquad\qquad\qquad\;\; NH \\ \qquad\qquad\qquad\quad | \\ \qquad\quad CH_3\text{—}CH\text{—}COOH \end{array}$$

Lysopine

Ainsi, les souches A_6 et B_6 induisent des tissus tumoraux qui contiennent de l'octopine, et elles possèdent de l'octopine déshydrogénase (enzyme permettant de dégrader l'octopine), tandis que les souches T_{37}, qui induisent des tissus tumoraux contenant de la nopaline, ont une autre enzyme, la nopaline-déshydrogénase. De même, les souches bactériennes contenant de la lysopine-déshydrogénase induisent des tissus tumoraux qui contiennent de la lysopine. Puisque des enzymes octopine- et lysopine-déshydrogénase existent dans les tissus tumoraux correspondant à chacune de ces souches, il semble qu'il s'agisse bien là des marqueurs génétiques caractéristiques de la transformation tumorale. Ce sont évidemment les gènes bactériens qui codent pour la synthèse de ces déshydrogénases. Cependant, dans ce domaine, des contradictions apparaissent : les déshydrogénases présentes dans les tissus tumoraux ne seraient pas identiques aux enzymes isolées des Bactéries inductrices de ces mêmes tissus tumoraux. De plus, de faibles quantités de lysopine et d'octopine existeraient dans les tissus sains.

Critères caractéristiques de l'état tumoral

Il paraît très significatif qu'à de rares exceptions près tous les critères qui semblaient définir l'état tumoral aient été remis en question, soit parce que les expériences publiées n'ont pu être reproduites, soit parce qu'un composé caractéristique de l'état tumoral a été retrouvé dans le tissu sain correspondant, même si c'est en quantité relative beaucoup plus faible.

Actuellement, parmi les critères retenus pour caractériser le tissu tumoral, on peut citer : une plus ou moins grande indépendance vis-à-vis des facteurs de croissance, les antigènes d'origine bactérienne, les ARN tumoraux, s'hybridant avec l'ADN bactérien, et un accroissement très important des acides aminés anormaux. En fait, même dans ces derniers cas, l'idée qu'il peut exister plusieurs types de tissus tumoraux s'impose pour une plante déterminée et pour une Bactérie de virulence connue. Ainsi, il peut y avoir de multiples tumeurs, graduées dans leur indépendance vis-à-vis des facteurs de croissance ou dans leur quantité de séquences communes avec l'ADN bactérien. L'existence d'une possibilité de réversion des tératomes est un argument supplémentaire à l'appui de l'hypothèse que la transformation tumorale a

des composantes quantitatives. Cette situation n'est pas propre aux tissus tumoraux : nous avons vu que les tissus sains étaient aussi plus ou moins dépendants des facteurs de croissance. Il n'est pas possible de déduire simplement de ces résultats que l'induction tumorale est seulement due à une série d'événements quantitatifs. Par contre, il est établi que des variations quantitatives de différents facteurs accompagnent le passage de l'état sain à l'état tumoral, et il en résulte que le ou les événements qualitatifs peuvent être masqués par les événements quantitatifs, échappant ainsi à l'analyse.

Déterminisme du crown-gall

Possédons-nous suffisamment d'informations cohérentes sur les différentes étapes du crown-gall pour déterminer les grandes lignes du mécanisme de la transformation tumorale ? Les résultats décrits dans les paragraphes antérieurs, souvent contradictoires ou remis en question, laissent supposer qu'un tel projet est voué à l'échec. Cependant, deux domaines de recherche peuvent apporter d'utiles contributions à la compréhension de ce mécanisme : d'une part, la recherche de la ou des molécules directement impliquées dans le processus de transformation, souvent accompagnée de tentatives d'obtention de tissus de crown-gall à l'aide de ces molécules, considérées comme l'agent transformant ; d'autre part, l'étude des modifications des tissus de l'hôte à la lésion.

Hypothèse du T.i.p. (Tumor inducing principle)

Lorsque l'induction tumorale est terminée, la prolifération des cellules tumorales devient indépendante de la présence de la Bactérie : en effet, aucune Bactérie n'est décelable au niveau intracellulaire dans les tissus de plantes qui ont été transformés ou dans les cultures de tissus tumoraux stériles.

Ces faits ont conduit Braun à introduire, en 1947, le concept de T.i.p., qui serait transféré de la Bactérie à la cellule de plante, produisant ainsi la transformation néoplasique. A l'époque, Braun ne se prononçait pas sur la nature biochimique de cette substance.

Nature biochimique du T.i.p.

Bien avant les résultats des expériences d'hybridation moléculaire, de nombreuses tentatives de transformation des plantes susceptibles par diverses molécules extraites des Bactéries oncogènes ont échoué. Depuis la mise en évidence de séquences communes entre l'ADN bactérien et l'ADN ou les ARN isolés de tissus tumoraux, d'autres tentatives de transformation ont été effectuées avec des molécules mieux caractérisées que les précédentes : elles ont aussi échoué. Quelle que soit la molécule utilisée, les chercheurs n'ont pu obtenir d'excroissances possédant tous les critères des tumeurs de crown-gall déjà définis, qu'ils soient physiologiques ou biochimiques. Il est cependant important d'analyser le contenu de ces expériences, car elles révèlent un progrès dans la connaissance et surtout dans la méthodologie d'étude du mécanisme de transformation. Un certain nombre de molécules ont été testées pour leurs éventuelles propriétés transformantes. *A priori*, le T.i.p. peut être un ADN, un ARN ou une protéine d'origine bactérienne, mais jusqu'à maintenant, les travaux ont surtout porté sur l'ADN chromosomal, les phages et les plasmides présents dans la Bactérie.

— *L'ADN chromosomal*

L'idée la plus simple est que le T.i.p. est un acide nucléique d'origine bactérienne, probablement l'ADN, puisqu'il y a des séquences communes entre l'ADN de la Bactérie inductrice et l'ADN isolé des cultures de tissus tumoraux (même si la nature exacte de ces séquences nous est actuellement inconnue). Toutes les expériences de transformation avec l'ADN bactérien permettent d'obtenir des excroissances se nécrosant au bout de trois semaines. Dans certains cas, le même type d'excroissance est obtenu avec l'ADN hydrolysé.

— *Les phages de la Bactérie* A. tumefaciens

En 1955, des phages tempérés ont été découverts dans la Bactérie virulente *A. tumefaciens*. Ces phages ont été impliqués dans l'induction du crown-gall pour deux raisons. Ils peuvent être isolés des tissus de crown-gall stériles et sont identiques à ceux de la Bactérie inductrice de cette tumeur ; Leff et Beardsley ont obtenu des excroissances possédant des propriétés de tissus tumoraux, en injectant l'ADN de phage PS_8, isolé d'une tumeur, à des plants de pois ayant subi une lésion. Les « tumeurs » ne se forment pas si l'on inocule le phage à la place de l'ADN. Cette expérience n'a pu être reproduite par d'autres auteurs.

Si un phage est effectivement impliqué dans les processus d'induction tumorale, une Bactérie curée de ce phage ne doit plus être oncogène. Schell et ses collaborateurs ont montré que des souches bactériennes curées de leur phage PS_8 sont aussi oncogènes que les souches d'origine. Cependant, la possibilité demeure que les souches bactériennes prétendues curées contiennent en fait un prophage défectif ressemblant au phage PS_8. Actuellement, il n'existe aucune preuve d'une intervention effective d'un phage dans les processus de transformation tumorale.

— *Le plasmide de la Bactérie* A. tumefaciens

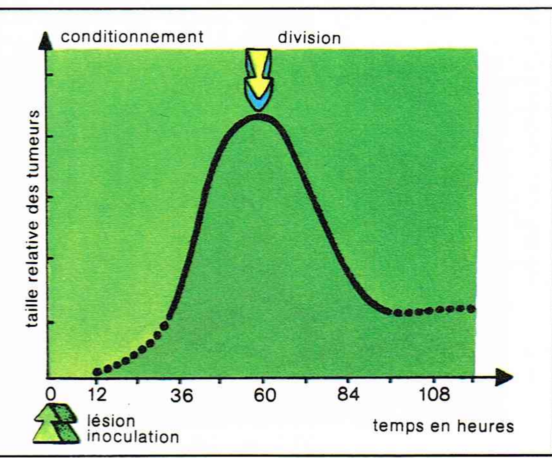
Très récemment, une nouvelle voie de recherche s'est ouverte avec la mise en évidence d'un *plasmide* dans la Bactérie inductrice du crown-gall. Toutes les souches oncogènes ont un plasmide, alors qu'aucune des souches avirulentes n'en possède. Une corrélation de 100 % existerait entre la perte du plasmide et l'impossibilité d'une souche à induire des tumeurs. L'étude du plasmide s'avère donc prometteuse : il reste cependant à tester s'il y a des séquences communes entre l'ADN du plasmide et l'ADN du tissu tumoral induit par la Bactérie oncogène contenant ce plasmide, et à vérifier si le plasmide lui-même, ou son ADN, est transformant.

La lésion de l'hôte : le déterminisme biochimique du conditionnement

Le conditionnement représente l'ensemble des événements métaboliques qui doivent se dérouler dans les cellules hôtes avant que la Bactérie puisse induire une transformation. Ainsi, une lésion des tissus est une condition nécessaire pour l'instauration de l'état de conditionnement.

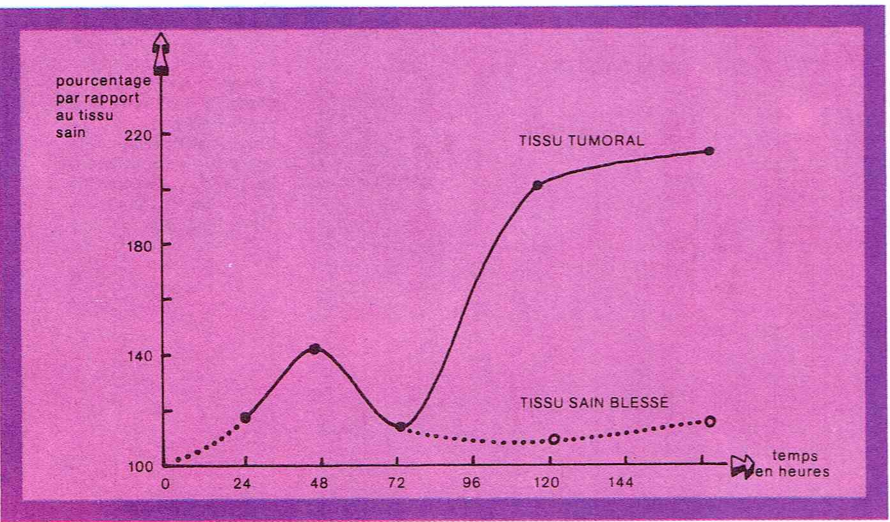
Braun a montré que la taille des tumeurs est dépendante de la durée de la période qui sépare le moment de la lésion et celui de l'inoculation de la Bactérie oncogène. Le conditionnement des cellules hôtes s'établirait graduellement et atteindrait sa valeur maximale entre le deuxième et le troisième jour qui suivent la lésion. Pour rendre compte d'une telle cinétique, cet auteur a proposé qu'il se forme des « sites actifs », dont le nombre varierait au cours du temps pour s'annuler à la fin de la période de cicatrisation.

Quels sont les critères biochimiques susceptibles de subir des modifications au cours des processus de lésion ? Diverses hypothèses ont été émises pour tenter de relier les caractéristiques physiologiques du conditionnement aux variations d'un composant biochimique des cellules voisines de la lésion, soumises à l'influence du jus de blessure. Les seuls faits intéressants nous paraissent être l'augmentation transitoire de la quantité d'ADN à la fois dans les tissus sains blessés, non infectés, et dans les tissus transformés. Guillé et Quétier ont étudié cette synthèse d'ADN : un ADN riche en guanine et en cytosine se synthétise dans les premières heures qui suivent la lésion ; sa cinétique de formation est pratiquement superposable à celle de la variation du nombre des « sites actifs » imaginés par Braun ; il n'a pu être détecté dans les plantes blessées, réfractaires à la transformation par



Richard Colin

◀ *Représentation graphique de la corrélation entre la taille des tumeurs et la durée de la phase de conditionnement (d'après A.C. Braun, 1958).*



Richard Colin

▲ ***Représentation graphique des quantités relatives d'ADN dans les tissus sains, blessés et tumoraux de fève*** (**Vicia faba**) ***données en % par rapport au tissu sain, non blessé (d'après S. Kupila et H. Stern, 1961).***

A. t., telles que les Graminées ; il possède des séquences communes avec l'ADN de la Bactérie oncogène. Le conditionnement serait lié à la présence, dans les cellules hôtes, de cet ADN amplifié transitoirement au cours des processus de lésion. Les cellules conditionnées des tissus de plantes supérieures peuvent, sous de multiples aspects, être comparées aux nodules hyperplasiques de tissus de foie, traités par divers carcinogènes chimiques.

Conclusions

L'ensemble des observations que nous venons de décrire soulève apparemment plus de questions qu'il ne permet d'en résoudre. Dans l'étude du crown-gall, de nombreuses expériences publiées n'ont pu être reproduites et beaucoup de résultats ont été controversés. Il est cependant possible d'utiliser les faits les plus probants pour élaborer une hypothèse aussi cohérente que possible du mécanisme du crown-gall.

On retrouve les trois étapes fondamentales décrites par Braun. La *phase de conditionnement* serait constituée par la synthèse transitoire de l'ADN riche en guanine et cytosine ; la *phase d'induction proprement dite* serait liée à la rencontre de séquences communes entre cet ADN et l'ADN constituant le T.i.p. (ADN du plasmide, ou tout ou partie de l'ADN bactérien) ; la dernière phase, dite *de développement* ou *de prolifération*, serait due au fonctionnement des séquences nouvelles intégrées dans le génome de l'hôte au cours du processus de transformation. Ces séquences nouvelles pourraient être de deux types : celles qui proviennent de l'ADN amplifié à la lésion et que l'on retrouverait dans les cultures de tissus sains ; celles qui sont vraiment spécifiques de la Bactérie et qui, pour l'instant, n'ont pu être analysées.

temps écoulé après la lésion, en heures.
72
48
39
24
0
1,695 1,703 1,725 1,742 ρ

Richard Colin

▶ **Densités de flottation** ***des ADN extraits*** **de Datura** ***à des temps différents après la lésion. La surface du pic de densité de flottation 1,725 g/ml rend compte de l'évolution de la quantité relative de l'ADN satellite riche en guanine et cytosine, au cours des processus de lésion. L'ADN de densité 1,742 g/ml est l'ADN marqueur isolé du phage*** **Φ 2c de Bacillus subtilis** ***qui permet de déterminer la densité des autres ADN présents dans la préparation (d'après I. Sissoëff, 1970).***

Autres tumeurs végétales

Tumeurs à virus

Ces tumeurs sont provoquées par un virus, *Aureogenus magnivena* Black, qui est transmis par les Insectes *Agallia constricta* et *A. novella ;* le virus est un polyèdre de 75 à 80 μm de diamètre qui contient un ARN double chaîne.

Les tumeurs à virus se forment sur une grande variété de plantes : sur 100 espèces testées, 43 espèces, appartenant à 20 familles différentes, répondent positivement. Les tumeurs sont généralement détectables au niveau des vaisseaux, mais elles peuvent également apparaître sur les tiges, les racines et les feuilles. Les tumeurs les plus vigoureuses ont été observées sur *Rumex acetosa* et *Melilotus alba*. Il semble que les réponses des différents hôtes soient strictement dépendantes de leurs tendances naturelles à former des tumeurs.

De même que les tumeurs de crown-gall, les tumeurs à virus se développent généralement au niveau de vaisseaux blessés, de points d'émergence de racines latérales et de zones d'abscission. Elles peuvent être greffées sur des tissus sains et cultivées sur un milieu ne permettant pas la croissance du tissu sain correspondant. Le virus disparaît après des cultures prolongées. La persistance des propriétés tumorales serait liée à la présence du génome viral dans les cellules transformées ; toutefois, jusqu'à maintenant, aucun résultat d'hybridation moléculaire n'a été publié.

Tumeurs génétiques

Des tumeurs spontanées se développent couramment sur certaines espèces de plantes. Souvent, aucun agent externe tel que Bactérie, virus ou produit chimique n'en est responsable ; la formation des tumeurs a alors une base génétique endogène. C'est le cas des tumeurs d'hybrides existant dans les genres *Nicotiana, Brassica, Bryophyllum, Lillium* et *Lycopersicum*.

Les tumeurs d'hybrides du genre *Nicotiana* ont été particulièrement étudiées. Quand les espèces appropriées de *Nicotiana* sont croisées, des tumeurs se forment sur les hybrides obtenus. Les tumeurs peuvent se former à n'importe quel stade du développement de la plante mais elles apparaissent généralement sur des plantes adultes, quand la croissance végétative est terminée ; elles sont plus fréquentes sur les racines, mais certaines se développent sur les tiges et sur les feuilles. Elles sont souvent localisées dans des régions ayant subi des lésions, telles que des points d'émergence de racines, des zones de lésion et des sites d'abscission de feuilles. Les radiations ionisantes et certains produits chimiques provoquent un développement plus précoce de ces tumeurs d'hybrides. Un des hybrides les plus étudiés, *N. glauca* × *N. langsdorffii*, a une plus grande teneur en auxine que les deux parents. Ce tissu tumoral peut être cultivé sur un milieu dépourvu de facteurs de croissance, ne permettant pas la croissance des tissus des deux parents. Les propriétés tumorales sont conservées dans les cultures de tissus : des tissus cultivés depuis cinq ans produisent des tumeurs lorsqu'on les greffe sur des plantes saines. Par contre, les cals provenant des tissus parents ont besoin d'auxine pour croître et ne peuvent être greffés sur des plantes saines.

Les parents des hybrides tumoraux ont été divisés en deux groupes : plus (+) et minus (—). Les croisements entre les espèces d'un même groupe ne donnent pas de tumeurs, alors que celles-ci se forment entre les groupes (+) et (—). Les chromosomes sont responsables de la formation des tumeurs : le groupe (+) apporterait un *facteur génétique I*, relativement simple, nécessaire à l'*initiation* des tumeurs par son interaction avec de multiples facteurs (ee), localisés sur les chromosomes du

groupe (—) ; ces derniers facteurs contrôleraient l'*expression* de l'état tumoral. Les tumeurs d'hybrides sont comparables sous de multiples aspects aux tumeurs de crown-gall. L'établissement de l'état tumoral est déclenché par une lésion naturelle ou provoquée. Lorsqu'un fragment de moelle de *N. glauca* est prélevé sur la tige de la plante saine et mis en culture sur un milieu synthétique, des séquences d'ADN nucléaire, riches en guanine et en cytosine, s'amplifient transitoirement. On peut donc raisonnablement supposer qu'au cours de la transformation tumorale conduisant aux tumeurs d'hybrides, des séquences d'ADN amplifié se synthétisent dans le noyau de *N. glauca* (amplification des séquences [ee] ?) et jouent ainsi le rôle de l'ADN riche en guanine et en cytosine dans l'hôte blessé du crown-gall. L'autre parent, *N. langsdorffii,* posséderait le facteur génétique I, comparable à l'information génétique spécifique apportée par la Bactérie *A. t.* au cours de l'induction du crown-gall.

Cultures de tissu habitué

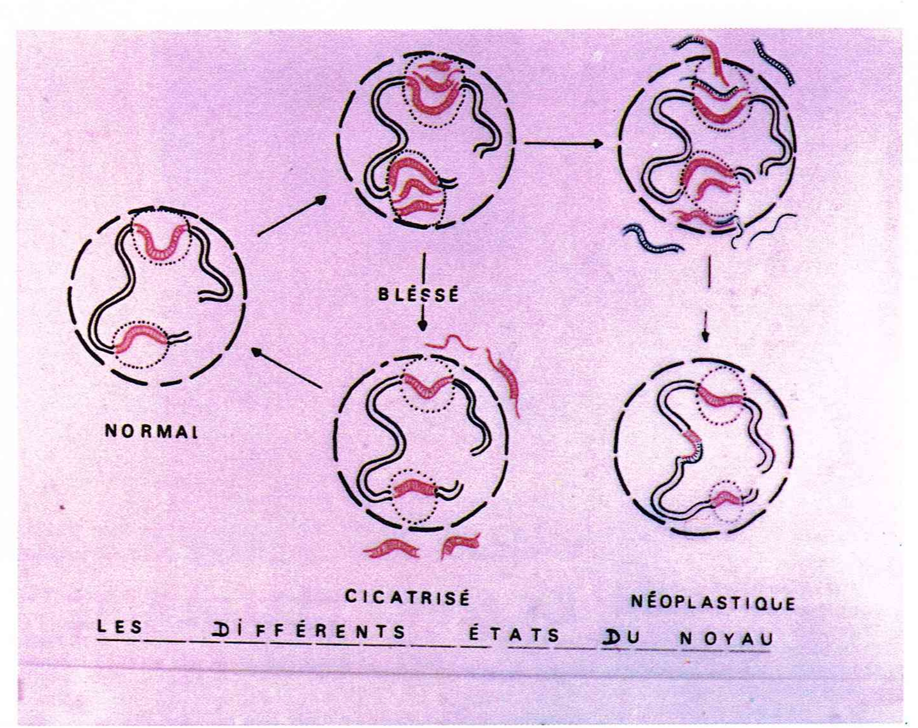
Les tissus habitués, ou anergiés, ont été découverts par Gautheret en 1946. Il a observé que des cals de *Scorzonera hispanica,* qui nécessitaient jusqu'alors l'auxine pour se développer en culture, devenaient capables de croître sans cette substance. Ce fait a été confirmé par d'autres chercheurs et découvert sur d'autres plantes. Divers degrés d'habituation, caractérisés par des dépendances variables à l'auxine, ont été décrits ; les tissus habitués peuvent être greffés sur des plantes saines.

A l'heure actuelle, il est impossible de définir le mécanisme de l'habituation : des arguments existent aussi bien pour soutenir l'hypothèse de l'adaptation enzymatique que pour appuyer celles de mutation somatique ou d'une série de sélections.

Conclusions générales

Des tumeurs végétales présentant des caractéristiques physiologiques très voisines peuvent être obtenues en utilisant des agents inducteurs, tels que la Bactérie *Agrobacterium tumefaciens* ou le virus *Aureogenus magnivena,* en croisant deux souches de diverses espèces de plantes, et même en employant des carcinogènes chimiques (divers amino-fluorènes). Deux raisons principales peuvent être invoquées pour tenter d'expliquer une aussi grande variété dans les causes apparentes de ces tumeurs : d'une part, un rôle primordial de l'hôte (plutôt que de l'agent inducteur) se traduisant, par exemple, par une tendance « spontanée » à former des tumeurs ; d'autre part, l'existence de processus de régulation suffisamment généraux pour être modifiables par une grande variété de signaux (la vitesse de division des cellules et leurs dépendances spécifiques de certains facteurs de croissance pourraient être soumises à de telles régulations). Il est actuellement impossible de choisir entre ces deux aspects complémentaires.

Pour conclure, deux faits nous paraissent intéressants à souligner : les synthèses d'ADN qui se déroulent à la lésion des plantes susceptibles, et l'existence de plusieurs étapes nécessaires à l'établissement de l'état tumoral final. Les processus d'amplification de type transitoire pourraient être communs aux étapes de différenciation et de tumorigenèse, l'induction tumorale court-circuitant la première étape d'amplification nécessaire à la différenciation programmée de la cellule considérée. L'état pré-tumoral qui en résulte est quantifiable dans sa composition et dans le temps : des variations comparables peuvent provenir de la nature de ce qui est transféré d'un génome à l'autre.



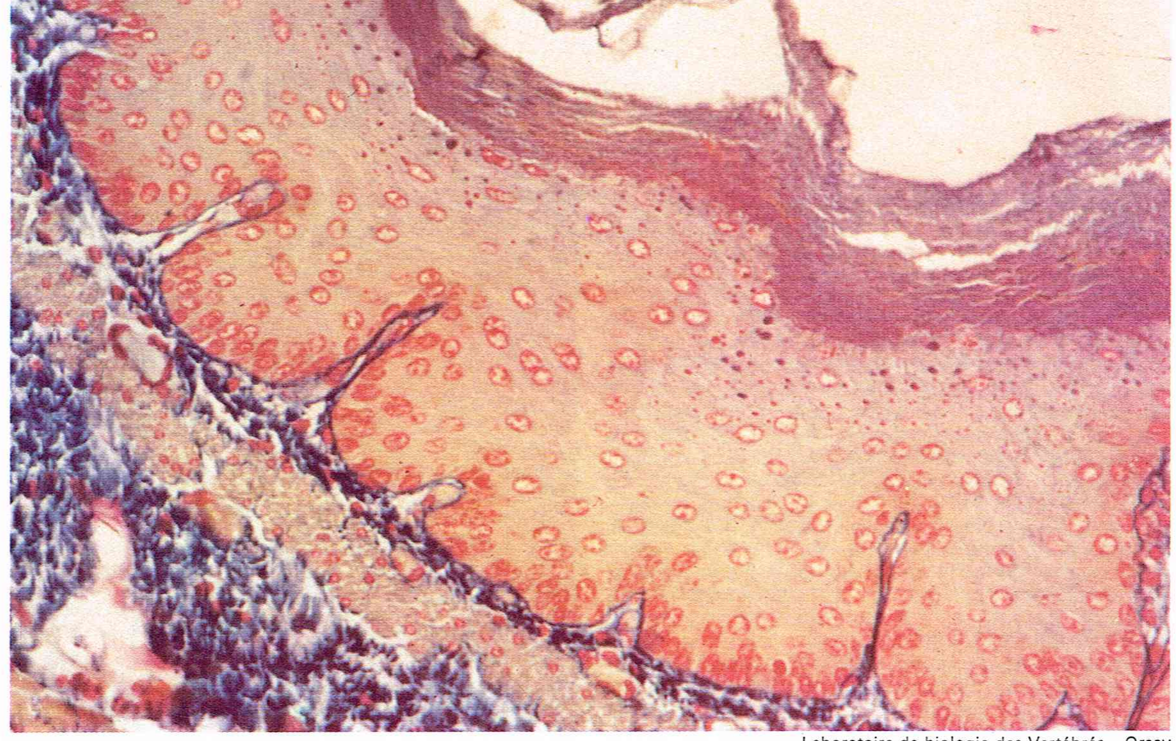
M. Weinbaum

▲ ***Les différents états du noyau : en rouge, ADN riche en guanine et cytosine ; en noir, ADN nucléaire majeur ; en vert, ADN bactérien (Agrobacterium tumefaciens) ou ADN du plasmide.***

BIBLIOGRAPHIE FONDAMENTALE

ALEXANDER P., *The Failure of Physiological Defence Reactions Directed against Malignant Cells as the Rate Determining Step in the Occurence of Cancer,* in *Control of Cellular Growth in Adult Organisms,* Acad. Press, Londres-New York, pp. 330-346, 1967. - BAIRD W. M., HARVEY R.G. et BROOKES P., *Comparison of the Cellular DNA Bound Products of Benzo(a)pyrene with the Products Formed by the Reaction of Benzo(a)pyrene 4,5-oxide with DNA* in *Cancer Res.,* 35, pp. 54-57, 1975. - BUSCH H., *Biochemistry of the Cancer Cell,* Acad. Press, Londres-New York, 1962. - DONIACH I., MOTTRAM J.C., et WEIGERT F., *The Fluorescence of 3,4-benzo-pyrene in vivo. I. The Distribution of Fluorescence at Various Sites, Especially the Skin of Mice,* in *The Brit* J. of Exper. Pathol., t. XXIV, nº 1, pp. 1-9, 1943. - GIOVANELLA B.C., LIEGEL J. et HEIDELBERGER C., *The Refractoriness of the Skin of Hairless Mice to Chemical Carcinogenesis,* in *Cancer Res,* 30, pp. 2590-2597, 1970. - GRAFFI A. et BIELKA H., *Problèmes de cancérologie expérimentale,* Gauthier-Villars Éd., Paris, 1963. - GUILLÉ E. et QUÉTIER F., *Heterochromatic, Redundant and Metabolic DNA ; a New Hypothesis about their Structure and Function* in *Progress in Biophys. and Molec. Biol.,* 27, pp. 121-142, 1973. - HARRIS C.C., CONNORS R.J., JACKSON F.E. et LIBERMANN M.W., *Intronuclear Distribution of DNA Repair Synthesis Induced by Chemical Carcinogens or UV Light in Human Diploid Fibroblasts* in *Cancer Res.,* 34, pp. 3461-3468, 1974. - HIEGER I., *Carcinogenesis,* Acad. Press, Londres-New York, p. 138, 1961. - IVERSEN O.H. et EVENSEN A., *Experimental Skin Carcinogenesis in Mice,* Norvegian Universities Press, Oslo-Bergen, 1962. - LACASSAGNE A., *Étude de la cancérisation par les substances chimiques exogènes,* Hermann et Cie Éd., Paris, 1947. - LACASSAGNE A., *la Carcinogenèse chimique du foie de rat : Confrontation des points de vue biochimique et histopathologique,* in *Bull. Cancer,* 53, nº 1, pp. 7-26, 1966. - LATARJET R., *Sur l'étiologie virale de certains ostéosarcomes ostéogènes,* in *Pronostic et traitement des sarcomes ostéogéniques,* Masson et Cie Éd., Paris, pp. 96-104, 1972. - LOMBARD C., *Cancérologie comparée,* Doin Éd., Paris, 1962. - MASSON P., *Tumeurs humaines,* Maloire Éd., Paris, 1956. - PULLMAN A. et PULLMAN B., *Cancérisation par les substances chimiques, et Structure moléculaire,* Masson et Cie Éd., Paris, 1955. - SIMPSON W.L., et CRAMER W., *Fluorescence Studies of Carcinogens in Skin,* in *Cancer Res.,* 3, pp. 362-329, 1943. - THOMAS J.A., HOLLANDE E., HENRY M. et VILAIN Cl., *Conception de l'évolution morphologique et des mécanismes du virus des cancers mammaires : Essai de généralisation,* in *C. Rend, Acad. Sc.* 273, pp. 2390-2393, 1971. - TRUHAUT R., *Aperçu sur les agents chimiques cancérigènes et leurs dangers dans la vie moderne,* Lang-Blanchon Éd., Paris, 1955. - WHEELER R.H., BULL F.E. et RUDDON R.W., *The Effect of Heparin on the Cytotoxicity and Uptake of Antineoplastic Drugs in Burkitt Lymphoma Cells,* in *Cancer Res.,* 34, pp. 3215-3219, 1974. - ZIEGER R.S., SALOMON R., KINOSHITA N. et PEACOCK A.C., *The Binding of 9,10-diméthyl-1,2-benzanthracene to Mouse Epidermal Satellite DNA in vivo,* in *Cancer Res.* 32, nº 3, pp. 643-647, 1972.

▶ *Coupe transversale d'œsophage de Mammifère Rongeur (cobaye) montrant l'épithélium pluristratifié, kératinisé, desquamant dans la lumière de la même façon que l'épiderme de la peau.*



Laboratoire de biologie des Vertébrés - Orsay

LA MORT CELLULAIRE

La mort d'un organisme animal à la suite d'un accident, d'une maladie ou, tout naturellement, du vieillissement entraîne évidemment la mort des cellules qui le constituaient. Cette mort cellulaire n'est toutefois pas immédiate ; l'arrêt de la respiration et de la circulation chez un organisme supérieur *(mort apparente)* n'est suivi que plus ou moins tardivement par la mort de toutes les cellules *(mort absolue)*.

Chez l'homme, par exemple, on sait que les poils de la barbe continuent de pousser et que les muscles lisses de l'intestin peuvent encore se contracter après que le cœur s'est arrêté de battre, les poumons de respirer et que les mouvements volontaires, la sensibilité et la conscience ont été abolis. Des fragments de tissus ou d'organes prélevés à un organisme mort depuis peu peuvent être cultivés *in vitro :* ils continuent à vivre et peuvent même présenter une croissance active. On sait également, à la suite des célèbres travaux d'A. Carrel, que des souches cellulaires provenant d'embryons de poulet, par exemple des cellules cardiaques, ont vécu *in vitro* pendant plus de 25 ans, c'est-à-dire bien au-delà de la durée de vie normale de l'organisme donneur ; il est actuellement démontré qu'on peut les entretenir ou les cultiver d'une façon pratiquement indéfinie. Ces observations conduisent à la notion d'*immortalité cellulaire potentielle,* dans des conditions de milieu adéquates assurant l'élimination fréquente des substances de déchet et l'apport de substances de croissance.

La mort cellulaire chez les organismes pluricellulaires

Inversement, chez les organismes pluricellulaires (Métazoaires), des cellules meurent à tout instant sans compromettre pour autant la vie de l'organisme lui-même. Ces morts cellulaires sont caractéristiques de tissus ou d'organes où l'activité mitotique permanente de cellules à caractères embryonnaires assure le remplacement des cellules mortes (épiderme de la peau, épithélium intestinal, globules sanguins, gamètes). Elles se manifestent également dans des tissus ou organes à activité cyclique ou temporaire qui régressent périodiquement (corps jaune menstruel, utérus après la naissance, glande mammaire après le sevrage, gonades) ou qui cessent définitivement leur activité et s'involuent (thymus, gonades des vieillards). Elles caractérisent enfin des structures en perpétuel remaniement, comme la substance osseuse.

Tissus ou organes à activité mitotique permanente.

● L'assise génératrice de l'*épiderme* des Vertébrés fonctionne pendant toute la vie et produit en permanence des cellules jeunes qui remplacent les cellules superficielles au fur et à mesure de leur élimination. Chez les Vertébrés Tétrapodes (Amphibiens, Reptiles, Oiseaux, Mammifères), ces cellules superficielles meurent en s'imprégnant d'une protéine caractéristique, la kératine ; la couche dite cornée de l'épiderme est constituée par l'empilement des cadavres de ces cellules kératinisées. Chez l'homme, la durée de vie d'une cellule épidermique est inversement proportionnelle à l'épaisseur de l'épiderme : elle est de l'ordre d'une trentaine de jours au niveau de la paume de la main, où la couche cornée est épaisse, alors qu'elle n'est que de dix-sept jours au niveau du bras, où la couche cornée est mince.

● L'épithélium du fond des cryptes de Lieberkühn de l'*intestin grêle* fonctionne comme une zone génératrice qui refoule vers le sommet des villosités intestinales les cellules épithéliales âgées ; celles-ci meurent et sont éliminées dans la lumière de l'intestin. Ces processus d'élimination sont très importants, et une partie des fécès est constituée par des cellules épithéliales mortes. Dans le jeûne, ces débris épithéliaux constituent, avec le mucus, la totalité des fécès ; les premières selles du nouveau-né (méconium) ont la même constitution. Ces faits rappellent étrangement le renouvellement des tissus d'un organisme inférieur, l'hydre d'eau douce. Les cellules interstitielles de l'hydre, situées à la base des tentacules, assurent, en se multipliant et en se différenciant, la croissance de l'animal. Mais, parallèlement, l'hydre se détruit continuellement par sa base, où les cellules mortes, enrobées de mucus, sont éliminées. Ces deux processus complémentaires (croissance et destruction) assurent un renouvellement constant des tissus, total au bout d'un ou deux mois selon les conditions du milieu.

● Le *tissu hématopoïétique* des Vertébrés infiltre des organes à activité propre comme le thymus, la muqueuse digestive, la moelle osseuse, ou se concentre pour former à lui seul des organes exclusivement hématopoïétiques, comme la rate et les ganglions lymphatiques. Il renferme dans ses mailles les cellules souches des globules sanguins, qui se divisent activement et se différencient en globules, rouges et blancs. Cette particularité est liée à la durée de vie très courte de ces cellules sanguines (quatre mois pour les globules rouges, quelques jours, voire quelques heures pour les globules blancs) qui rend nécessaire leur renouvellement permanent.

● La production des *gamètes* chez les Vertébrés est toujours très supérieure aux besoins, et nombre d'entre eux sont éliminés, parfois sans avoir atteint leur maturité. Ainsi, chez les Mammifères mâles à activité spermatogénétique continue, comme l'homme et le taureau, 95 % des spermatozoïdes produits par les testicules sont résorbés dans l'épididyme, probablement phagocytés par les cellules épithéliales des canaux épididymaires. Des 400 000 ovocytes que comptent les ovaires de la femme à sa naissance, 400 au plus atteindront la maturité et seront pondus (soit un par mois pendant environ 30 ans). Tous les autres, soit 99 % du stock initial, sont destinés à dégénérer et à disparaître, ainsi que les cellules folliculeuses qui les entourent, au cours du processus de l'*atrésie folliculaire*. Cette réduction considérable du stock d'ovocytes commence déjà chez le fœtus. Elle

devient importante de la naissance à la puberté puis se poursuit à une plus petite échelle pendant toute la vie sexuelle de la femme.

Tissus ou organes à activité cyclique ou temporaire

• *Corps jaune menstruel.* Après la ponte ovulaire, le follicule ovarien des Mammifères et de nombreux autres Vertébrés se transforme en un massif glandulaire endocrine, désigné sous le nom de corps jaune, ou corps progestatif. Cette structure transitoire est destinée à disparaître après une période d'activité plus ou moins longue selon que l'ovule qu'il contenait a été fécondé ou non. En l'absence de fécondation, le corps jaune, d'un diamètre de 1,5 à 2 cm chez la femme, ne persiste que 8 à 9 jours, puis les cellules se chargent de lipides pigmentés (d'où le nom de corps jaune), s'atrophient et dégénèrent progressivement en quelques semaines. S'il y a eu fécondation et grossesse, le corps jaune persiste pendant toute la première moitié de celle-ci et atteint 4 à 5 cm de diamètre. Cependant, dans la seconde moitié de la gestation, l'involution commence peu à peu et s'accélère après l'accouchement. Le corps jaune gestatif se réduit progressivement à un nodule blanchâtre, le *corpus albicans*, qui ne disparaît souvent qu'au bout de quelques années.

• *Utérus après la mise bas.* Au cours de la grossesse, le conjonctif de la muqueuse utérine se développe considérablement sous l'influence de la sécrétion de progestérone par le corps jaune ; son volume est multiplié par cinq chez la rate. Dans la semaine qui suit la mise bas, il est résorbé et phagocyté.

• *Glande mammaire après le sevrage.* Le sevrage brusque d'une femelle de Mammifère à laquelle on enlève ses petits en pleine lactation provoque une nécrose progressive des cellules glandulaires de la mamelle et leur élimination ultérieure dans la lumière des canaux galactophores.

• *Gonades à activité saisonnière.* Chez les Vertébrés mâles à activité sexuelle saisonnière, la spermatogenèse cesse après chaque période de reproduction ; des gonocytes engagés dans la spermatogenèse dégénèrent et sont éliminés, de telle sorte que le testicule ressemble à un testicule prépubère ; y persistent seulement quelques spermatogonies, qui entreront en activité au début du cycle sexuel suivant.

Organes cessant définitivement leur activité

• *Thymus.* Le thymus est un organe lymphoïde transitoire, très développé à la naissance mais qui commence à régresser après la deuxième année. Cette involution se poursuit lentement et aboutit finalement au thymus sénile, réduit à quelques nodules lymphoïdes épars dans le tissu adipeux précardiaque.

• *Gonades des vieillards.* Chez la femme, après la ménopause et une période de fonctionnement irrégulier, l'ovaire s'atrophie ; ses follicules cessent d'évoluer et s'atrésient progressivement. Chez l'homme, l'aptitude des tubes séminifères à produire des spermatozoïdes décline lentement ; dans le testicule du vieillard, la plupart des tubes sont vides.

Remaniement de la substance osseuse

Si un os garde approximativement la même forme pendant toute la vie d'un Vertébré, il est cependant le siège d'une perpétuelle réorganisation de sa structure interne : à peine formée en un point, la substance osseuse s'évanouit pour se reconstruire plus loin. Ces remaniements sont conditionnés par des facteurs mécaniques qui interviennent, en particulier, dans l'orientation de nouvelles travées osseuses suivant les tractions ou pressions auxquelles l'os est soumis. Cette adaptation de l'architecture de l'os à ses fonctions, ou *variation modelante*, résulte d'un double processus : d'une part, la destruction par des ostéoclastes de la substance fondamentale osseuse et des cellules osseuses qui l'ont engendrée ; d'autre part, la reconstruction d'une nouvelle substance osseuse par des cellules osseuses jeunes, issues de la différenciation de cellules conjonctives.

Apparemment stables, les os sont en réalité extrêmement labiles, et ces perpétuelles alternances de destruction et de reconstruction sont un des éléments les plus caractéristiques de leur physiologie.

La mort cellulaire dans la morphogenèse

Au cours du développement embryonnaire des Métazoaires, des cellules meurent, souvent en grand nombre, à des stades précis de l'ontogenèse et dans des localisations spécifiques.

Très schématiquement, ces morts cellulaires peuvent être classées en quatre groupes, selon les conditions dans lesquelles elles se réalisent et les résultats auxquels elles aboutissent.

Dégénérescence phylogénétique

Ce type de dégénérescence est lié à la régression et à la disparition d'organes vestigiaux ou larvaires. C'est ainsi que le rein primaire de tous les Vertébrés, ou *pronéphros*, présent chez l'embryon et souvent fonctionnel, régresse et disparaît, remplacé par le rein secondaire, ou *mésonéphros*. Ce dernier, qui représente le rein définitif des Vertébrés inférieurs Anamniotes, régressera et disparaîtra plus ou moins complètement chez les Vertébrés supérieurs Amniotes, remplacé par un rein tertiaire définitif, ou *métanéphros*. De la même façon, le *canal de Müller*, qui constitue le canal évacuateur des ovules chez toutes les femelles de Vertébrés, s'ébauche chez les embryons mâles puis régresse et disparaît plus ou moins complètement sous l'influence des hormones testiculaires.

Par leur ampleur et leur observation aisée, la régression et la disparition d'organes larvaires au cours du phénomène de métamorphose constituent les exemples les plus spectaculaires de mort cellulaire dans la morphogenèse. Chez les Insectes supérieurs, à métamorphoses complètes, la lyse affecte l'épithélium de l'intestin moyen, les glandes salivaires, les glandes séricigènes, les muscles intersegmentaires, des trachées, les glandes prothoraciques sécrétrices de l'hormone de mue, etc. La métamorphose des



Laboratoire de biologie des Vertébrés - Orsay

▲ ***Coupe transversale de ganglion lymphatique de Mammifère montrant de nombreux follicules sombres au sein desquels se forment de nouveaux globules sanguins.***

Laboratoire de biologie des Vertébrés - Orsay

◀ ***Coupe transversale de mésonéphros d'embryon de poulet de 18 jours d'incubation montrant des aspects de dégénérescence au niveau de quatre glomérules urinaires (un dilaté et trois à conjonctif densifié).***

▶ *Coupe longitudinale de la zone d'ossification enchondrale d'un os long de Mammifère montrant de haut en bas : le cartilage hypertrophié en début de dégénérescence ; la ligne d'érosion et le dépôt d'os néoformé contre un reste de travée cartilagineuse.*

Amphibiens Anoures voit disparaître les branchies larvaires, une grande partie du pancréas exocrine, l'épithélium intestinal larvaire, qui sera remplacé par un épithélium définitif, et surtout la queue avec sa musculature, sa moelle épinière, ses nerfs rachidiens, sa corde dorsale, son tégument et son tissu conjonctif.

Dégénérescence morphogénétique

Elle est liée a des mouvements de territoires ou d'ébauches qui se mettent en place, à la confluence d'ébauches paires, au creusement de cavités dans des ébauches pleines, à l'acquisition de la forme définitive d'ébauches indifférenciées. Ainsi, les mouvements morphogénétiques qui caractérisent la gastrulation des Amphibiens et des Oiseaux sont facilités par des nécroses cellulaires, qui apparaissent généralement aux points de flexion ou d'enroulement de nappes cellulaires. De même, l'isolement et la fermeture du tube neural au cours de la neurulation, l'isolement de la placode cristallinienne qui précède sa transformation en vésicule creuse, l'invagination de la vésicule optique sont liés à des zones de lyse cellulaires permettant les plissements et les enroulements des territoires présomptifs. La fusion des deux canaux de Müller dans leur partie cervico-vaginale, qui deviendra le col utérin et le vagin müllerien, implique la dégénérescence et la disparition des zones d'affrontement. Le creusement des cavités articulaires résulte de l'extension d'une zone de nécrose au sein du cartilage séparant les deux ébauches des os longs adjacents. Enfin, l'individualisation des doigts de la main ou du pied chez l'embryon de poulet ou le fœtus de Mammifère se fait initialement par disparition du mésenchyme qui sépare ces ébauches, isolant ainsi les futurs doigts.

Dégénérescence histogénétique

Cette dégénérescence est liée à la différenciation histologique des tissus ou des organes, probablement à cause d'une incapacité de certaines cellules à répondre aux stimuli de la différenciation. Elle se rencontre pratiquement à tous les niveaux : dans l'épithélium digestif, le tissu conjonctif, en particulier au cours de l'ossification enchondrale qui fait disparaître le modèle cartilagineux du futur os, le cœur, le rein, le système nerveux, les cellules germinales.

L'importance des phénomènes de mort cellulaire au cours de l'histogenèse surprend par son ampleur. Ainsi, trois vagues de dégénérescence ont été décrites dans l'ovaire du fœtus et du nouveau-né de rat. Elles ont lieu au cours de la prophase de la méiose et aboutissent à réduire le nombre des cellules germinales de 64 000 au 17e jour de la gestation à 19 000 au 3e jour après la naissance. Encore plus spectaculaires sont les dégénérescences qui touchent à l'histogenèse du système nerveux. Chez la larve du crapaud *Xenopus* par exemple, les 3/4 des neuroblastes qui constituent les ébauches des ganglions rachidiens et les 9/10 des neuroblastes des cornes ventrales de la moelle épinière lombaire dégénèrent : seulement 1/4 se différencieront en neurones ganglionnaires et 1/10 en motoneurones. Des faits du même ordre ont été décrits dans la moelle cervicale de l'embryon de poulet, où les 2/3 au moins de la population

P. Starosta

▶ *Dans le cas des mutants « wingless » (ailes vestigiales) de la drosophile, les ébauches alaires dégénèrent.*



Laboratoire de biologie des Vertébrés - Orsay

neuronale de cette région sont détruits en 24 h, entre les 4e et 5e jours d'incubation.

Dégénérescence génétique

Elle se manifeste dans certains mutants où la dégénérescence de certaines ébauches est directement contrôlée par le génome. Dans le cas des mutants « wingless » de la drosophile ou de l'embryon de poulet, les ébauches alaires dégénèrent. Chez les souris sans queue ou à queue courte, les poulets sans croupion, le territoire caudal présomptif s'involue ou s'ébauche puis régresse. Les souris valseuses, ou trembleuses, doivent leur comportement singulier à une dégénérescence des plages sensorielles de l'oreille interne qui survient une dizaine de jours après la naissance.

Les mécanismes cytologiques de la mort cellulaire

Une cellule peut mourir de deux façons différentes : soit à la suite de l'intervention précoce d'enzymes endogènes synthétisées par la cellule elle-même et qui, libérées dans son cytoplasme, entraîneront sa propre destruction, ou autolyse, soit sans intervention d'enzymes endogènes, par un processus d'autolyse encore mal connu.

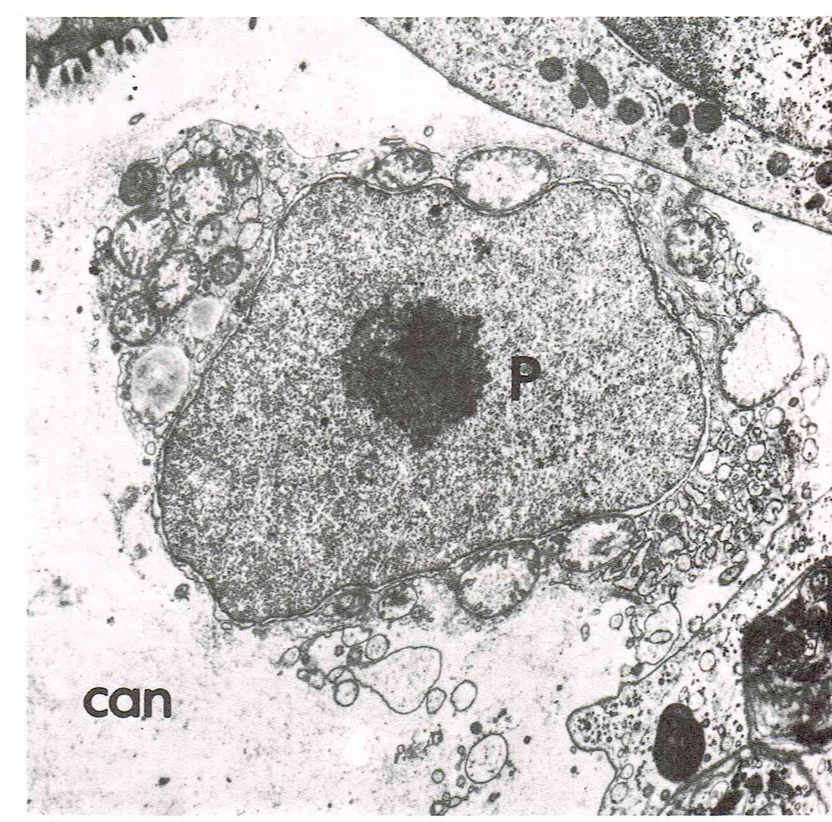
Autolyse avec intervention précoce d'enzymes endogènes synthétisées par la cellule elle-même

Il s'agit d'un processus extrêmement fréquent qui a été observé dans tous les tissus en lyse, à l'exception du tissu musculaire strié. Il met en jeu des organites cellulaires particuliers, les *lysosomes*, sortes de sacs sphériques, limités par une membrane et dont le contenu est essentiellement représenté par des enzymes du groupe des hydrolases, agissant généralement à un pH acide. Le rôle de ces enzymes est de fragmenter les complexes moléculaires de grande taille en molécules plus petites, en rompant, par hydrolyse, les liaisons esters des lipides (estérases), les liaisons osidiques des glucides (osidases) et les liaisons peptidiques des protéines (peptidases).

L'autolyse débute avec l'apparition précoce dans le cytoplasme de cellules saines de *lysosomes primaires*, ou d'accumulation enzymatique, de petite taille (inférieure ou égale à 1 μ), riches en hydrolases. Pour des raisons souvent inconnues, mais qui dans les cas de métamorphoses sont des modifications brusques du taux d'hormones circulantes (élévation du taux d'hormones thyroïdiennes chez les Amphibiens, abaissement du taux d'hormones juvéniles chez les Insectes), ces lysosomes primaires sont *activés*, c'est-à-dire qu'ils laissent diffuser leurs hydrolases dans le cytoplasme, soit par perméabi-



A. Beaumont



A. Beaumont

▲ *A gauche,* **cellule pancréatique nécrosée** ***de larve de grenouille en métamorphose, au sein d'une zone conjonctive lâche; le noyau (N) est peu altéré; le cytoplasme contient de volumineuses vacuoles autophagiques (microscopie électronique × 6 000).***
A droite, **cellule pancréatique canaliculaire** ***(P) nécrosée, rejetée dans la lumière d'un canalicule pancréatique (can) [microscopie électronique × 12 000].***

lisation de leur membrane, soit par rupture de cette membrane. Il en résulte une *altération localisée* du cytoplasme et des organites qu'il contient (mitochondries, réticulum, grains de sécrétion.)

La cellule réagit alors en *séquestrant* l'aire de lyse qui vient de se former dans une vacuole dite *vacuole autophagique*, ou vacuole *autolytique primaire*, ou encore *cytoségrésome;* celle-ci atteint souvent 4 μ de diamètre. Il s'agit d'une sorte de réaction d'autodéfense de la cellule contre la généralisation de la lyse. L'origine de la vacuole est variée. Elle peut provenir d'une membrane simple de néo-formation qui se développe autour de l'aire de lyse et se referme sur elle-même; mais le plus souvent, elle se forme à partir d'un sac du réticulum qui entoure l'aire de lyse d'une enveloppe à deux membranes, dont les bords se rapprochent puis se soudent, tandis que la membrane interne disparaît. A l'intérieur de la vacuole autophagique ainsi formée, la lyse du matériel séquestré se poursuit sous l'action des hydrolases initiales ou d'hydrolases apportées par de petits lysosomes primaires, qui viennent déverser leurs enzymes dans la vacuole autophagique. La vacuole se transforme progressivement en un *corps résiduel primaire*, à contenu difficilement identifiable, encore appelé *corps dense* si son aspect est homogène et opaque aux électrons, ou *corps myélinique* quand il renferme des systèmes membranaires concentriques rappelant la structure de la gaine de myéline enroulée autour d'une fibre nerveuse.

L'extension de la diffusion enzymatique à partir d'autres lysosomes primaires entraîne une deuxième série de réactions défensives de la part de la cellule avec formation de *vacuoles autolytiques secondaires*, englobant à la fois les nouveaux territoires en voie de lyse et des vacuoles autolytiques primaires ou leurs formes résiduelles. Leur taille dépasse souvent 6 μ et peut même atteindre une dizaine de μ. Les vacuoles autolytiques secondaires se transforment en *corps résiduels secondaires*, qui encombrent le cytoplasme de la cellule en autolyse.

A ce stade, la cellule fortement altérée, mais dont le noyau reste longtemps intact, est soit phagocytée, soit éliminée.

Autolyse sans intervention précoce d'enzymes lysosomiques endogènes

Ce mode de dégénérescence, tout à fait caractéristique des *fibres musculaires striées*, a été observé aussi bien chez les Insectes que chez les Amphibiens Anoures au cours de la métamorphose. Les mitochondries gonflent, perdent leur membrane limitante et leurs crêtes; les myofibrilles perdent leur striation puis disparaissent; les débris cellulaires sont alors phagocytés. Dans quelques cas, assez rares, des lysosomes interviendraient, mais toujours tardivement; leur apparition pourrait être induite par l'accumulation des produits de dégradation. Il est possible également que des hydrolases lysosomiques exogènes, libérées à partir de cellules phagocytaires, puissent intervenir dans la dégradation des fibres musculaires striées.

Sort des cellules altérées

Les cellules en voie de lyse sont éliminées selon des modalités variées. Elles peuvent être rejetées dans le milieu extérieur ou dans la lumière de cavités naturelles en relation avec le milieu extérieur, évacuées dans le milieu intérieur, c'est-à-dire l'appareil circulatoire, où elles seront phagocytées, ou, encore, phagocytées sur place.

Rejet dans le milieu extérieur

Si l'on excepte le cas des cellules épidermiques de la queue des larves d'Amphibiens Anoures, qui sont éliminées directement à l'extérieur au cours de la métamorphose, ce mode d'élimination est caractéristique surtout des cellules épithéliales ou glandulaires de l'appareil digestif et des glandes annexes, qui sont évacuées dans la lumière du tube digestif ou des canaux excréteurs. Il en est ainsi de l'épithélium gastrique ou intestinal et des cellules pancréatiques exocrines des larves d'Amphibiens Anoures en métamorphose, de l'intestin moyen des larves d'Insectes en métamorphose, de l'épithélium de l'intestin grêle des Mammifères, de l'épithélium digestif de l'embryon de poulet, du fœtus et du nouveau-né de Mammifère au cours de son histogenèse.

Rejet dans le milieu intérieur

Chez les Insectes, au cours de la métamorphose, les cellules du corps gras de diverses chenilles de Lépidoptères, de la glande prothoracique de blattes ainsi que de la glande séricigène du ver à soie sont éliminées en cours d'autolyse dans l'hémolymphe, où elles seront phagocytées.

Ce mode d'élimination est plus rare chez les Vertébrés. Il a été décrit chez la souris femelle lactante, au cours de l'involution de la glande mammaire après le sevrage. Certaines cellules glandulaires subissent une autolyse massive; leurs débris sont éliminés dans les espaces

intercellulaires, puis dans l'intervalle qui sépare les cellules glandulaires et les cellules myoépithéliales intactes et résorbées en dernier lieu par l'intermédiaire des capillaires. Au cours de l'involution du pancréas exocrine des larves d'Amphibiens Anoures en métamorphose, des cellules autolysées ont été vues franchissant la paroi endothéliale, par écartement de cellules endothéliales adjacentes, et observées dans la lumière des capillaires où elles sont phagocytées.

Phagocytose

Les cellules phagocytaires ont été classées par Metchnikoff (1892) en deux grands systèmes : les *microphages*, capables de phagocyter seulement des particules de petite taille telles que des Bactéries, et les *macrophages*, capables de phagocyter des cellules entières ou des débris cellulaires de grande taille. Les globules blancs polynucléaires sont des microphages typiques. Le système des macrophages réunit des catégories cellulaires très différentes, n'ayant guère en commun que leur fonction phagocytaire : cellules phagocytaires de la rate, des ganglions lymphatiques, de la moelle osseuse, macrophages du tissu conjonctif.

A ces cellules phagocytaires du système des macrophages, facilement identifiables grâce à leur propriété d'ingérer des colorants vitaux acides comme le bleu trypan, Aschoff (1924) a ajouté d'autres catégories cellulaires ayant les mêmes propriétés phagocytaires : les cellules endothéliales des capillaires sanguins, les cellules réticulo-endothéliales des sinus sanguins et lymphatiques, y compris les cellules de Kupffer du foie. Il les a englobées dans le nouveau concept de *système réticulo-endothélial*.

Ce concept a été vivement critiqué, en particulier par Maximov (1927), car il groupait des cellules très différentes par leur morphologie, leur structure, leur origine et leurs capacités de phagocytose. En 1969, une conférence internationale a proposé de réunir toutes les cellules hautement phagocytaires, mononucléaires, et leurs précurseurs dans un nouveau système : le *système des phagocytes mononucléaires*. Ces cellules sont liées par leur morphologie, leur structure, leurs fonctions, leur origine et constituent un système beaucoup plus homogène et cohérent que le système réticulo-endothélial d'Aschoff. Le terme de macrophage est réservé, dans ce système, à des cellules à grande activité phagocytaire, issues de promonocytes de la moelle osseuse par l'intermédiaire des monocytes du sang. Leur variété est indiquée dans le tableau ci-dessous.

Système des phygocytes mononucléaires

Promonocyte (moelle osseuse)
↓
Monocyte (sang)
↓
Macrophage (tissus)

Tissu conjonctif →	histiocyte
Foie →	cellules de Kupffer
Poumon →	macrophages alvéolaires
Rate →	macrophages libres et fixés
Ganglions lymphatiques →	macrophages libres et fixés
Moelle osseuse →	macrophages, cellules de revêtement des sinusoïdes
Cavités séreuses →	macrophages péritonéaux
Tissu osseux →	ostéoclastes
Système nerveux →	microglie (?)

Indépendamment de ce système de cellules hautement spécialisées dans la fonction phagocytaire que constituent les macrophages, deux autres catégories de cellules peuvent devenir phagocytaires. Il s'agit, d'une part, de *cellules mésenchymateuses* morphologiquement *indifférenciées* mais souvent confondues avec les vrais macrophages, d'autre part, de *cellules épithéliales différenciées*, qui peuvent occasionnellement phagocyter des cellules sœurs voisines dégénérescentes.

- *Phagocytose par des macrophages*

Des macrophages interviennent dans les phagocytoses du mésonéphros, de cellules myocardiques et de motoneurones de la moelle épinière cervicale de l'embryon de poulet, ainsi que dans la phagocytose de cellules pancréatiques exocrines altérées de la larve des Amphibiens Anoures au cours de la métamorphose.

Chez les Insectes, les cellules phagocytaires de l'hémolymphe sont les équivalents des macrophages des Vertébrés. Elles interviennent au cours de la métamorphose et phagocytent les muscles intersegmentaires, les cellules épidermiques de l'abdomen, les trachéoblastes des larves de Diptères. Elles évoluent alors en « sphères de granules », du fait de l'abondance des débris cellulaires inclus dans des vacuoles digestives.

- *Phagocytose par des cellules mésenchymateuses*

Selon Weber (1963), au cours de la régression caudale des larves d'Amphibiens Anoures en métamorphose, des cellules mésenchymateuses se différencieraient en cellules phagocytaires et participeraient à l'élimination des débris des fibres musculaires striées altérées. Il en serait de même pour les cellules nerveuses de la moelle épinière, les cellules cordales et le tissu conjonctif dense sous-cutané (Fox 1972-1973). De la même façon, le mésenchyme interdigital des membres antérieurs et postérieurs de l'embryon de poulet ou de fœtus de Mammifère ainsi que les cellules épithéliales des canaux de Wolff du fœtus de souris femelle seraient éliminés par des cellules mésenchymateuses ayant acquis secondairement des propriétés phagocytaires. Cette différenciation de cellules mésenchymateuses banales en cellules phagocytaires pourrait être induite par la présence des cellules en voie de lyse.

- *Phagocytose par des cellules épithéliales différenciées*

Bien que normalement incapables de phagocytose, des cellules épithéliales banales de jeunes embryons ou de larves âgées peuvent acquérir cette propriété et phagocyter des cellules sœurs voisines dégénérescentes. Ce fait est particulièrement évident au cours de la métamorphose des Amphibiens Anoures, aussi bien au niveau de l'épithélium intestinal qu'à celui du pancréas exocrine. Dans ce dernier cas, ce sont des cellules canaliculaires qui incorporent dans leur cytoplasme des cellules exocrines entières ou les débris altérés de ces cellules. Indépendamment d'une digestion plus ou moins complète de ces éléments dans des phagosomes, il est possible que cette phagocytose se limite à une sorte de transport des cellules altérées vers la lumière des canaux excréteurs, dans laquelle ils seraient rejetés.

Signification de la mort cellulaire

La signification de la mort cellulaire est évidente lorsqu'elle correspond à ce que l'on peut appeler la mort naturelle d'une cellule usée (globules sanguins, cellules épithéliales intestinales) ou sclérosée (cellules épidermiques kératinisées), ou à la dégénérescence et à la résorption de structures transitoires (métamorphoses).

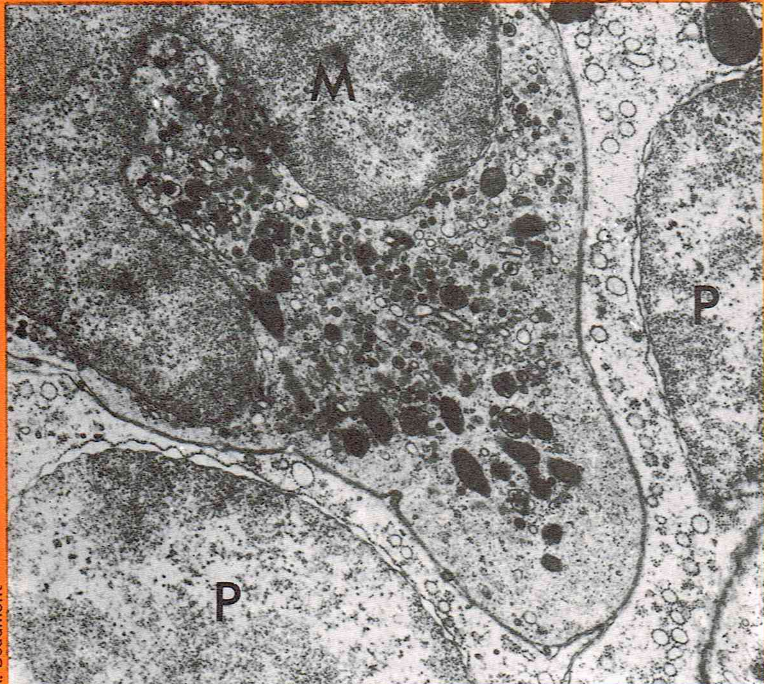
Elle est plus problématique quand elle survient au cours de l'histogenèse d'un tissu ou d'un organe et aboutit, comme dans le cas du système nerveux de la larve du crapaud *Xenopus*, à la dégénérescence et à la mort des 3/4 des neuroblastes des ébauches des ganglions rachidiens ou des 9/10 des neuroblastes des cornes ventrales de la moelle épinière lombaire. Deux interprétations différentes sont proposées pour tenter d'expliquer les raisons de ces morts cellulaires. L'une suppose qu'elles viennent compenser des surproductions cellulaires liées à des « erreurs » dans le nombre des divisions des cellules embryonnaires au cours de leur différenciation. L'autre fait intervenir la notion de mort « programmée », génétiquement déterminée, d'une certaine proportion des cellules embryonnaires indifférenciées. En d'autres termes, la mort cellulaire chez un embryon ne serait qu'un aspect morphogénétique particulier de différenciation cellulaire aboutissant, non à la production de cellules morphologiquement et fonctionnellement différenciées, mais à leur destruction.

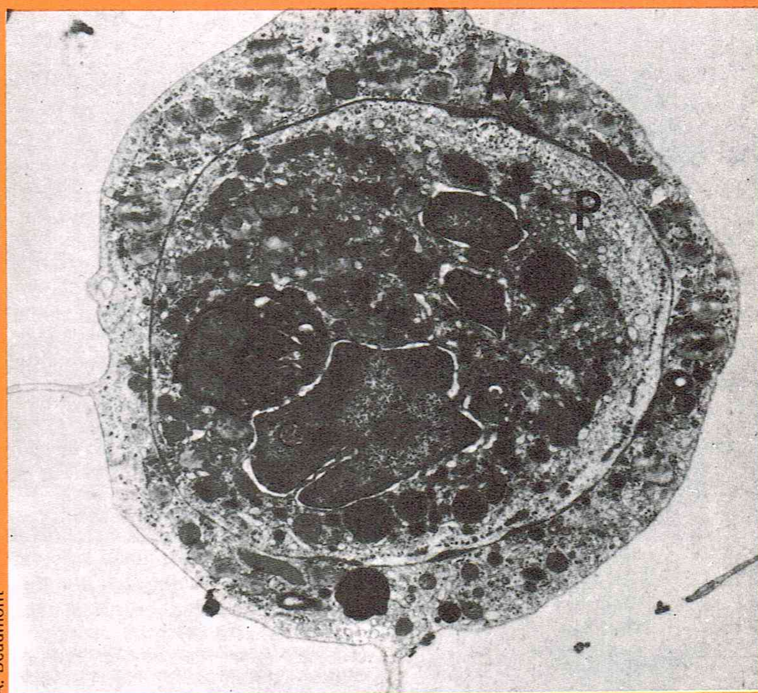
Contrôle de la mort cellulaire

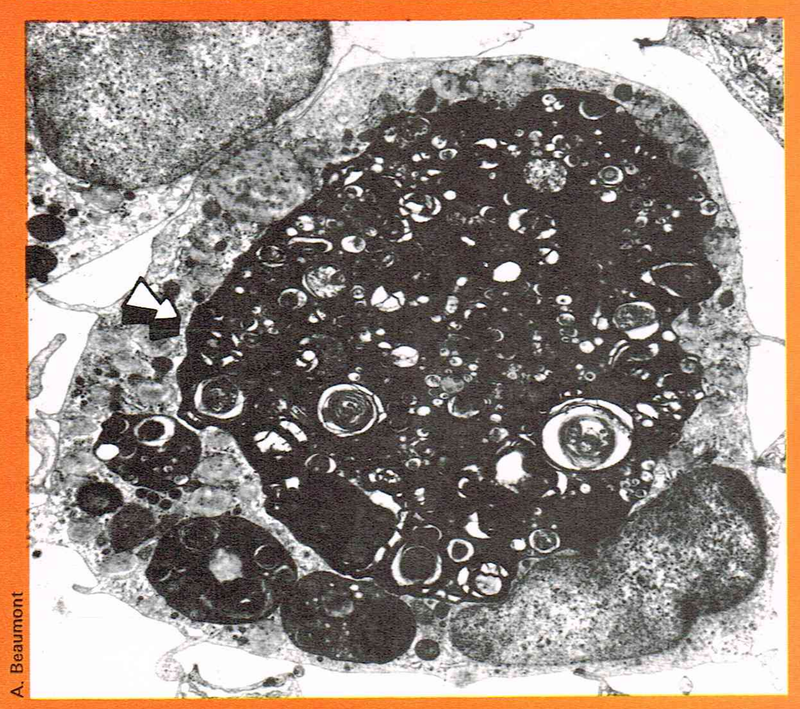
On connaît au moins deux facteurs exerçant un contrôle sur la mort cellulaire au cours de l'embryogenèse : l'environnement des cellules destinées à dégénérer et les hormones.



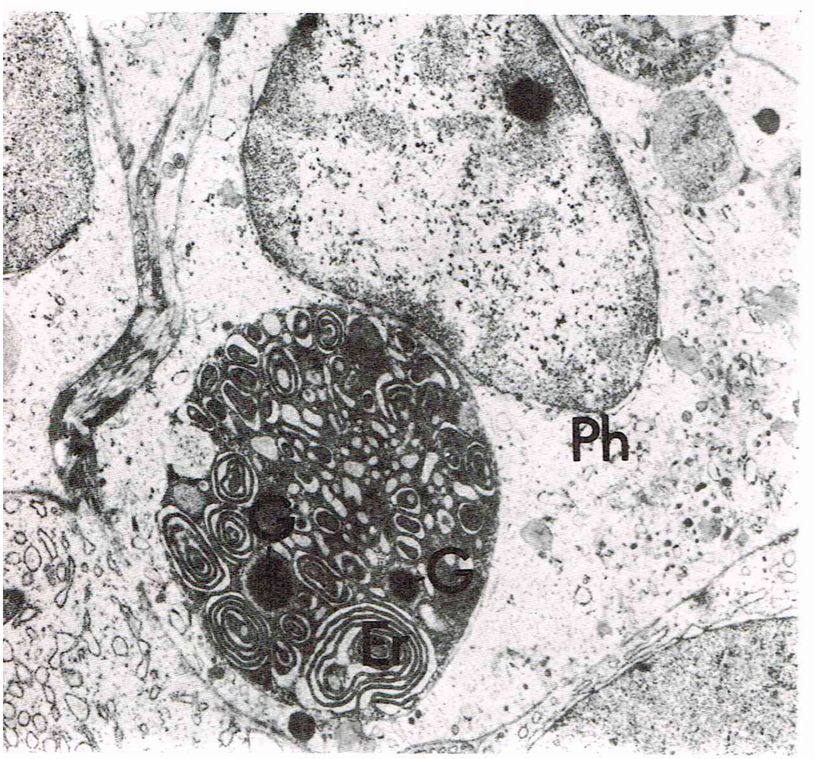




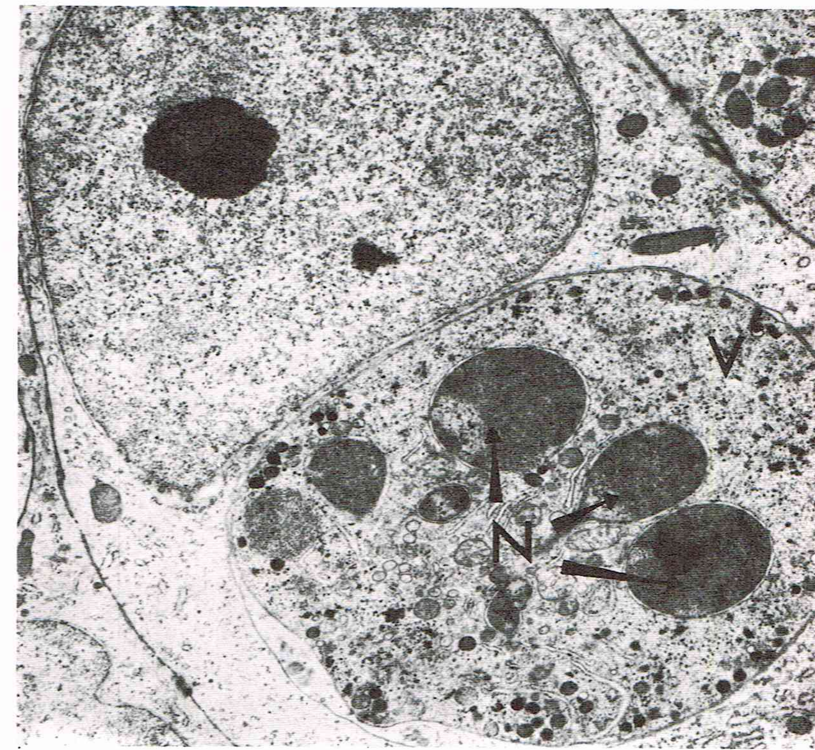




▲ *De gauche à droite et de haut en bas (chez stades de métamorphose d'Amphibien Anoure [grenouille]) :* monocyte *sanguin précurseur de macrophage (× 12 500);* macrophage *jeune, en migration dans le pancréas exocrine (× 12 500);* macrophage typique *(M) insinué entre deux cellules exocrines (P)* [× *12 500*]*;* cellule pancréatique *nécrosée (P) complètement entourée par une cellule phagocytaire de type macrophage (M)* [× *9 000*]*;* macrophage *contenant une énorme vacuole autophagique* très *dense (flèche)* [× *7 500*]. *Ces cinq illustrations sont des microphotographies électroniques.*



A. Beaumont



A. Beaumont

▲ *A gauche,* **vacuole hétérophagique** *(contenant de l'ergastoplasme [Er] et des grains de sécrétion [G] d'une cellule pancréatique) au sein d'une cellule phagocytaire saine de nature canaliculaire (Ph) [chez stade de métamorphose d'Amphibien Anoure] (microscopie électronique, × 8 000).* *A droite,* **vacuole hétérophagique** *(V) contenant les restes d'une cellule endocrine A (à glucagon) phagocytée par une cellule canaliculaire. Remarquer le noyau pycnotique (N) fragmenté en trois parties (microscopie électronique, × 8 500).*

Rôle de l'environnement cellulaire

Au cours du développement embryonnaire normal, la programmation d'une « cellule destinée à mourir » peut être annulée si l'environnement cellulaire est modifié. Les expériences menées par Saunders, en 1962, sur la zone de nécrose postérieure qui apparaît sur le bourgeon alaire de l'embryon de poulet ont bien précisé ce rôle de l'environnement. Normalement, cette zone de mésenchyme située à la jonction du bourgeon alaire et du tronc se nécrose et meurt au 4ᵉ jour. Si elle est transplantée dans la région des somites d'un embryon, quel que soit son âge, les cellules mésenchymateuses meurent quand l'embryon donneur atteint le 4ᵉ jour. Par contre, si cette zone est transplantée à la face dorsale du bourgeon alaire, les cellules mésenchymateuses se différencient en cartilage. Ainsi, la « sentence » de mort n'est pas irrévocable et peut être annulée par une modification de l'environnement cellulaire.

Rôle des hormones

Au cours de la métamorphose des Amphibiens et des Insectes, la dégénérescence de certaines structures ou organes larvaires est contrôlée par un mécanisme hormonal suivant les mêmes principes généraux que celui de la régulation hormonale de la croissance et de la différenciation. Les hormones qui déclenchent la mort cellulaire et celles qui stimulent la croissance et la différenciation sont les mêmes, la sélectivité de leur action étant la propriété de l'organe effecteur. Par exemple, chez les Amphibiens Anoures, les hormones thyroïdiennes stimulent la croissance des bourgeons des membres ainsi que le développement et la différenciation de l'encéphale, mais provoquent la dégénérescence de la queue, de l'épithélium intestinal, des branchies, de l'opercule, etc. Chez les chenilles d'Insectes Lépidoptères, l'ecdysone provoque toute une série de destructions d'organes larvaires au cours du stade nymphal mais laisse intacts les disques imaginaux. Après un temps de diapause, ceux-ci réagissent par une croissance et une différenciation spectaculaire à une nouvelle sécrétion d'ecdysone et édifient les appendices et les ailes du papillon.

La différenciation sexuelle des voies génitales est conditionnée par un mécanisme hormonal. Le canal de Müller, futur oviducte de la femelle, est présent chez tous les embryons de Vertébrés avant le stade de différenciation sexuelle, quel que soit le sexe génétique de l'embryon. Il dégénère et disparaît chez le futur mâle quand le jeune testicule commence à sécréter sa testostérone. En culture *in vitro,* les canaux de Müller de l'embryon de poulet mâle prélevés avant le stade de différenciation sexuelle continuent à vivre et croissent au-delà du stade de leur dégénérescence *in vivo*; mais, en présence d'hormone mâle ajoutée au milieu de culture, ils régressent et dégénèrent très rapidement.

Réutilisation éventuelle des produits de la mort cellulaire

Dans toute cellule normale, non appelée à dégénérer prématurément, une activité autophagique limitée traduit une destruction permanente de certains organites cytoplasmiques usés, qui sont éliminés sans perte de constituants chimiques puisqu'ils peuvent être réutilisés dans l'économie cellulaire. Il en est probablement de même pour les cellules dégénérescentes, qu'elles soient éliminées dans la lumière du tube digestif ou phagocytées. Les produits de leur lyse (acides nucléiques, peptides, oses...) sont certainement récupérés par l'organisme et réutilisés dans l'édification de nouvelles structures. Il ne peut en être autrement dans la métamorphose des Insectes Holométaboles, chez lesquels le stade nymphal constitue un système totalement isolé à l'intérieur duquel des tissus larvaires sont lysés, tandis que les tissus imaginaux croissent et se différencient.

La mort cellulaire est un phénomène très normal qui survient à tout moment de la vie d'un organisme. Elle met en jeu un petit nombre de mécanismes, qui, dans le cas le plus fréquent de mort par autolyse lysosomique, ne sont que l'exagération d'un processus classique d'autophagie par lequel une cellule peut éliminer des organites usagés et réutiliser les constituants chimiques dans l'économie cellulaire.

BIBLIOGRAPHIE

CARR I., *The Macrophage : A Review of Ultrastructure and Function,* Academic Press, London, 1973. - DINGLE J.J., *Lysosomes in Biology and Pathology,* North Holland Publ., Amsterdam, 1973. - FORSBERG J.G., KALLEN B., *Cell Death During Embryogenesis,* Rev. roumaine d'embryologie et de cytologie, 5, 91-102, 1968. - GLUCKSMANN A., *Cell Death in Normal Vertebrate Ontogeny,* Biol. Rev., 26, 59-86, 1951. - SAUNDERS J.W.J., *Death in Embryonic Systems,* Science, 154, nᵒ 3749, 604-612, 1966. - SCHWEICHEL J.-V., MERKER J.H., *The Morphology of Various Types of Cell Death in Prenatal Tissues,* Teratology, 7, 253-266, 1973. - VAN FURTH R., *Mononuclear Phagocytes,* Blackwell Scientific Publ., Oxford, 1970.

LA VIROLOGIE

La virologie est la discipline qui étudie les virus (du mot latin *virus*, venin). Ceux-ci sont, pour ce qui est de leur structure, les plus petits et les plus simples des micro-organismes.

Dernière branche spécialisée de la microbiologie du point de vue chronologique, elle a rapidement réalisé de grands progrès, permettant en même temps l'acquisition de connaissances qui, en dehors de son propre champ de recherches, sont devenues aujourd'hui fondamentales pour la biologie en général. Il convient cependant de préciser que, bien que la virologie soit une discipline nouvelle, la connaissance des maladies virales et leur étude datent de plusieurs siècles, certaines découvertes, toujours d'actualité, en témoignent : il suffit de citer la vaccine, ou vaccin contre la variole humaine, découverte par Jenner en 1794, et le vaccin contre la rage, mis au point par Pasteur en 1885.

Toutefois, ni Jenner ni Pasteur ne pensaient que la variole et la rage fussent provoquées par des agents fort différents de ceux qui causent des maladies comme le charbon ou la fièvre typhoïde : pour Pasteur, l'impossibilité de cultiver et de voir l'agent de la rage n'était due qu'à l'insuffisance des moyens techniques dont on disposait à l'époque.

En 1892, Dimitri Ivanovski, botaniste russe, constatait que le jus exprimé de feuilles de tabac atteintes de la maladie de la mosaïque pouvait transmettre l'infection à d'autres plants de tabac, même après filtration à travers des bougies en porcelaine poreuse (filtres Chamberland), qui retiennent toutes les Bactéries. Ivanovski attribua ce fait non à un micro-organisme, mais à un poison de nature chimique, c'est-à-dire à une toxine sécrétée par la plante malade.

Peu après, le savant hollandais Beijerink, en effectuant des recherches très soigneuses, démontra que l'agent pathogène lui-même n'était pas un hypothétique composé toxique, et qu'il était cependant capable de franchir la barrière représentée par les filtres, permettant ainsi de reproduire la maladie en série. C'était là un fait, étonnant pour l'époque, étant donné qu'on ne concevait pas que des substances différentes des liquides ou des sels en solution pussent passer à travers les pores des filtres les plus fins. C'est justement ce caractère, dit de *filtrabilité*, qui fut considéré pendant longtemps comme la principale caractéristique des virus.

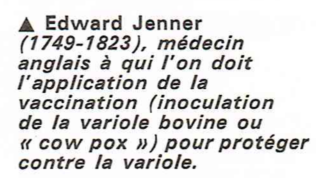
Rapidement, d'autres découvertes d'agents filtrables pathogènes confirmèrent les travaux de Beijerink. Loeffler et Frosch, en 1898, démontrèrent la filtrabilité de l'agent causal de la fièvre aphteuse du bétail. La même année, Sanarelli, en Uruguay, identifiait la cause de la myxomatose du lapin comme étant un virus filtrable. En 1901, une commission composée d'Américains du Nord et de Cubains attribua la même caractéristique à l'agent responsable de la fièvre jaune. En 1909, Landsteiner et Levaditi arrivaient à des constatations analogues en ce qui concerne la poliomyélite antérieure aiguë, ou paralysie infantile, quarante ans avant la culture *in vitro* des virus de cette maladie.

Mais ce sont surtout les progrès des moyens techniques qui ouvrirent définitivement la voie à la recherche dans le domaine de la virologie. Des progrès décisifs purent être accomplis dans les années 1940, grâce à la mise au point de méthodes complexes et très fines, comme l'ultracentrifugation, la microscopie électronique, les cultures de cellules sensibles aux virus, l'historadiographie, le marquage par des isotopes radioactifs, etc. Pour donner une idée des grands pas accomplis, il suffit d'indiquer qu'il y a vingt ans encore, on ne connaissait qu'une vingtaine de virus pathogènes pour l'homme, alors qu'aujourd'hui on en a dénombré plus de 200, dont au moins 90 ont été isolés et caractérisés pendant ces dix dernières années.

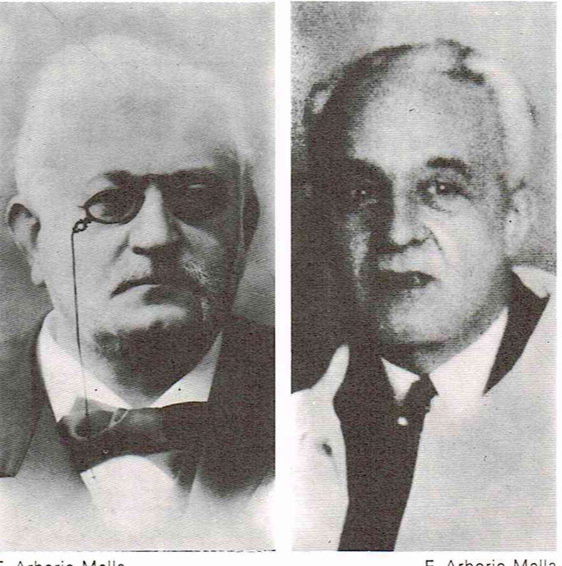
Il n'existe pas d'être vivant qui n'ait ses virus spécifiques : beaucoup de ceux-ci sont responsables de graves maladies. La virologie n'est pas seulement importante dans le domaine médical, elle a en outre permis d'approfondir nos connaissances : en effet, les virus, qu'ils soient ou non des êtres vivants, sont réduits à une organisation extrêmement simplifiée, et peuvent apporter des informations du plus haut intérêt à la cytologie, la génétique, la biologie moléculaire et l'oncologie. La virologie est l'une des sciences biologiques les plus avancées; elle est l'objet de progrès incessants. Ainsi, certains points développés ici pourront se trouver rapidement caducs (surtout en ce qui concerne les virus oncogènes et les virus des animaux), tant sont rapides les découvertes qui s'accumulent chaque jour.



Archives P 2

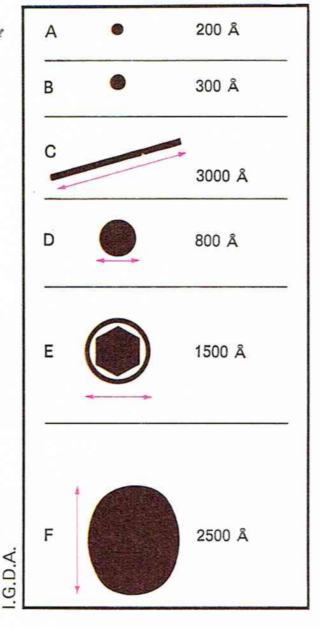


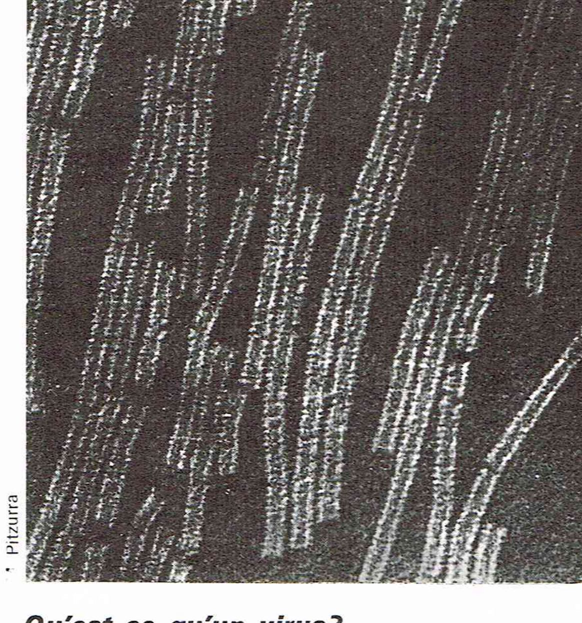
▲ **Edward Jenner** ***(1749-1823), médecin anglais à qui l'on doit l'application de la vaccination (inoculation de la variole bovine ou « cow pox ») pour protéger contre la variole.***




F. Arborio Mella F. Arborio Mella

◀ ***A gauche,*** **Adolf Friedrich Loeffler** ***(1852-1915), bactériologiste qui démontra le caractère filtrable de l'agent de la fièvre aphteuse du bétail. A droite,*** **Constantin Levaditi** ***(1874-1953) dont la carrière se déroula à l'Institut Pasteur à Paris. Célèbre pionnier de la virologie, on lui doit la découverte du caractère filtrable du virus de la poliomyélite antérieure aiguë, de la maladie de Nicolas et Favre, mais surtout la théorie des ectodermoses neurotropes.***





▲ *A gauche, exemples de la variété des formes et des tailles de certains virus; A, bactériophage F_2 ou R_{17}; B, virus de la poliomyélite; C, virus de la mosaïque du tabac; D, virus de la grippe; E, virus de l'herpès; F, virus de la variole (les dimensions sont indiquées à côté des virus). A droite, préparation de fragments d'un Myxovirus des singes (SV_5), virus à symétrie hélicoïdale; la longueur de certains fragments hélicoïdaux dépasse 100 nm pour un diamètre d'environ 15 nm (grossissement × 150 000).*

Qu'est-ce qu'un virus?

Nous sommes depuis peu de temps seulement en mesure de donner une définition claire et assez précise de ce qu'est un virus.

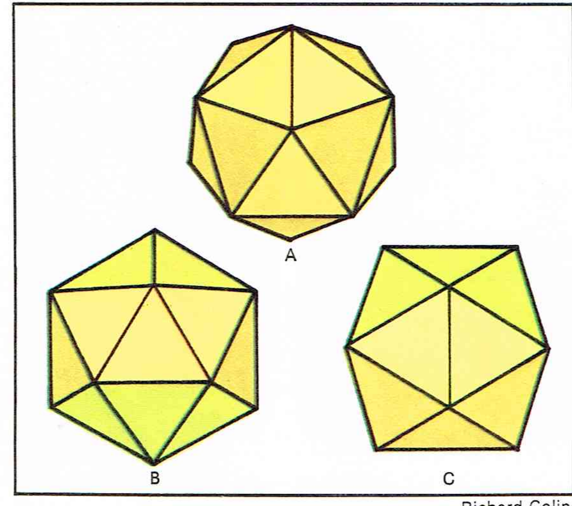
Parmi les micro-organismes monocellulaires, c'est-à-dire les êtres vivants constitués par une unique cellule, les virus sont placés en bas de l'échelle, du fait de leur petite taille et du caractère incomplet de leur structure cellulaire; au-dessous, on atteint la matière inerte, les grosses molécules biologiques. Naguère, lorsque les moyens d'étude étaient moins perfectionnés que ceux d'aujourd'hui, on considérait les virus comme des êtres invisibles; ils étaient capables de traverser les filtres utilisés alors en microbiologie. Actuellement, ces critères sont dépassés : les virus sont devenus visibles et peuvent être photographiés dans leurs plus petits détails à l'aide du microscope électronique; en outre, on possède maintenant des membranes filtrantes qui permettent de les arrêter. Leur définition est fondée sur les caractéristiques biologiques et chimiques de la particule virale.

Pour préciser, nous dirons que l'on reconnaît aux virus les caractères fondamentaux suivants :

— la capacité de se multiplier à l'intérieur seulement d'une cellule vivante, avec une continuité génétique;

— la présence, parmi leurs composants chimiques, d'un seul type d'acide nucléique, soit de l'acide désoxyribonucléique (ADN), soit de l'acide ribonucléique (ARN);

— le passage par une phase d'éclipse, avant la multiplication intracellulaire, qui a lieu selon un mode particulier.



▶ *Projection plane d'un icosaèdre régulier suivant ses axes d'ordre 5 (a : sommet), d'ordre 3 (b : face) et d'ordre 2 (c : arête).*

Le premier de ces trois caractères, c'est-à-dire la nécessité d'exploiter une cellule vivante pour pouvoir y effectuer ses processus de reproduction, est indubitablement le plus important aspect biologique des virus au sens propre : en d'autres termes, alors qu'il est possible de cultiver des Bactéries ou des Mycètes dans une éprouvette ou une boîte de Pétri, sur un milieu de culture inerte constitué d'eau, de glucides, de protéines, de sels, pour cultiver un virus, on doit avoir recours à des cellules vivantes, spécifiques, mettant à la disposition de l'hôte des structures cellulaires fondamentales. On sait, d'autre part, que dans les cellules complètes les deux acides nucléiques — l'ADN et l'ARN — sont tous deux présents et indispensables à la réalisation du cycle de Lipmann de synthèse des protéines. Chez les virus, au contraire, la présence d'un seul acide nucléique est la raison et la preuve de leur caractère de parasites obligatoires.

Pendant très longtemps, on a considéré comme virales, à cause de certains caractères de leur agent causal, des maladies que nous savons aujourd'hui relever d'agents non viraux. Ce fut d'abord le cas de toutes celles qui sont causées par des rickettsies : le typhus exanthématique, les maladies exanthématiques diverses (fièvre boutonneuse, typhus des broussailles, etc.), le trachome (dû à *Rickettsia trachomatis*), la conjonctivite et l'uréthrite à inclusions, ainsi que d'autres maladies du même groupe : les rickettsies, visibles au microscope ordinaire, se multiplient par division binaire et renferment de l'ADN et de l'ARN. A côté des rickettsies, que l'on peut sans hésitation exclure de la catégorie des virus, s'est posée la question des infections causées par ce que l'on appelait alors les « gros virus » : la psittacose, l'ornithose, la lymphogranulomatose inguinale subaiguë, ou maladie de Nicolas et Favre, et d'autres infections du même groupe dont l'agent est filtrable, ne peut être vu au microscope optique que grâce à des procédés de surcoloration, est parasite obligatoire et ne se multiplie que dans les cellules vivantes. L'ambiguïté est aujourd'hui levée : ces germes, considérés comme des pararickettsies, n'ont rien à voir avec les virus : ils renferment les deux acides nucléiques ADN et ARN, ne connaissent pas de phase d'éclipse au cours de leur multiplication, sont sensibles aux antibiotiques, qui sont sans effet sur les virus, et, enfin, leur multiplication a lieu très problablement par division binaire.

Il ressort de ces distinctions, établies après de nombreux travaux, que ce qui caractérise un virus, ce n'est en fin de compte ni l'invisibilité, ni le pouvoir de traverser des filtres, ni même le parasitisme obligatoire : le caractère dominant capital est le fait de ne posséder qu'un seul des deux acides nucléiques, de se multiplier aux dépens du métabolisme de l'hôte, et cela non par division binaire mais par duplication à partir d'un modèle introduit dans la cellule par le virus et selon des modalités que nous examinerons plus loin.

Il est également établi que les virus ne peuvent être des cellules complètes, toute cellule, si élémentaire soit-elle, renfermant les deux acides nucléiques ADN et ARN. Le fait de n'avoir qu'un seul acide nucléique (lequel n'intervient d'ailleurs que comme modèle ou comme moule dans le métabolisme de la cellule parasitée) enlève-t-il aux virus les qualités que nous reconnaissons à une cellule vivante? Les virus sont-ils vivants par eux-mêmes? De toute évidence, ils ne le sont qu'autant que vit la cellule qui les héberge et assure leur reproduction. Isolés de la cellule, ils ne sont pas plus vivants que d'autres composants biologiques, comme l'hémoglobine ou l'albumine; cependant, ils conservent la virtualité d'une action intracellulaire qui les associe indissolublement au cycle vital d'une cellule.

Dimensions et formes des virus

Les virus sont de taille extrêmement réduite, mais fort variable : leur petit axe, ou diamètre transversal, va de 13 nm (*) chez le virus du rat, ou rat virus (VR), à 250 nm chez le Poxvirus. Quant aux virus de l'homme et des animaux, leur grand axe, ou diamètre longitudinal, atteint

(*) L'unité de mesure de longueur des virus est le *nanomètre* (nm), autrefois dénommé millimicron (mμ), c'est-à-dire le milliardième de mètre, soit la millième partie du micron (μ), unité des microscopistes, et dix fois l'angström (Å), unité des physiciens. En résumé :

$1 \text{ nm} = 10 \text{ Å} = 1 \text{ m}\mu = 10^{-3} \mu = 10^{-6} \text{ mm} = 10^{-9} \text{ m}$.

parfois des valeurs nettement supérieures (formes filamenteuses), mais le diamètre transversal est alors réduit. L'emploi du microscope électronique, qui permet d'atteindre des grossissements de 100 000 fois pour des préparations à haute résolution, a permis de décrire les plus fines structures des virus.

Toute particule virale isolée, quelles que soient sa forme et sa taille, est toujours constituée par certains éléments fondamentaux. Selon la terminologie proposée en 1959 par Lwoff, Anderson et Jacob, et universellement adoptée depuis 1962, une unité virale complète est appelée *virion*. Au centre du virion, se trouve la molécule d'acide nucléique (ADN ou ARN), formant le *nucléoïde* et entourée d'une enveloppe protidique, la *capside*. Ces deux structures réunies constituent la *nucléocapside*.

Les capsides résultent de l'union d'éléments plus petits et identiques. Quand ces sous-unités, constituées par plusieurs protéines, sont groupées à la surface de la capside avec une distribution régulière, on les nomme *capsomères*. Lorsqu'elles sont formées par une seule molécule (c'est-à-dire lorsqu'elles sont monomères), on les appelle des *unités structurales*. Certains virus possèdent une autre enveloppe, externe, qui enveloppe la capside, de structure chimique plus complexe, appelée *membrane externe* limitante, ou *péplos;* les virus qui en sont dépourvus sont dits *nus*.

Si l'on compare la structure morphologique d'un virus, telle qu'elle a été exposée, à celle d'autres micro-organismes (Bactéries, Micromycètes, Protozoaires), une différence fondamentale apparaît immédiatement : les virions ne sont pas des cellules complètes : constitués par une structure uniquement nucléique, avec un revêtement protidique et une membrane externe qui n'est pas toujours présente, ils sont totalement dépourvus de systèmes propres dans leur cytoplasme (appareil de Golgi, appareil mitochondrial, appareil ribosomique, etc.).

Du point de vue morphologique, le caractère le plus remarquable des virions — mis en évidence à l'aide de techniques particulières de microscopie électronique (coloration négative avec un phosphotungstate) — est la disposition symétrique des protéines de la capside, selon trois types de formes :

— les formes à symétrie cubique;
— les formes à symétrie hélicoïdale ou torique;
— les formes à symétrie binaire ou complexe.

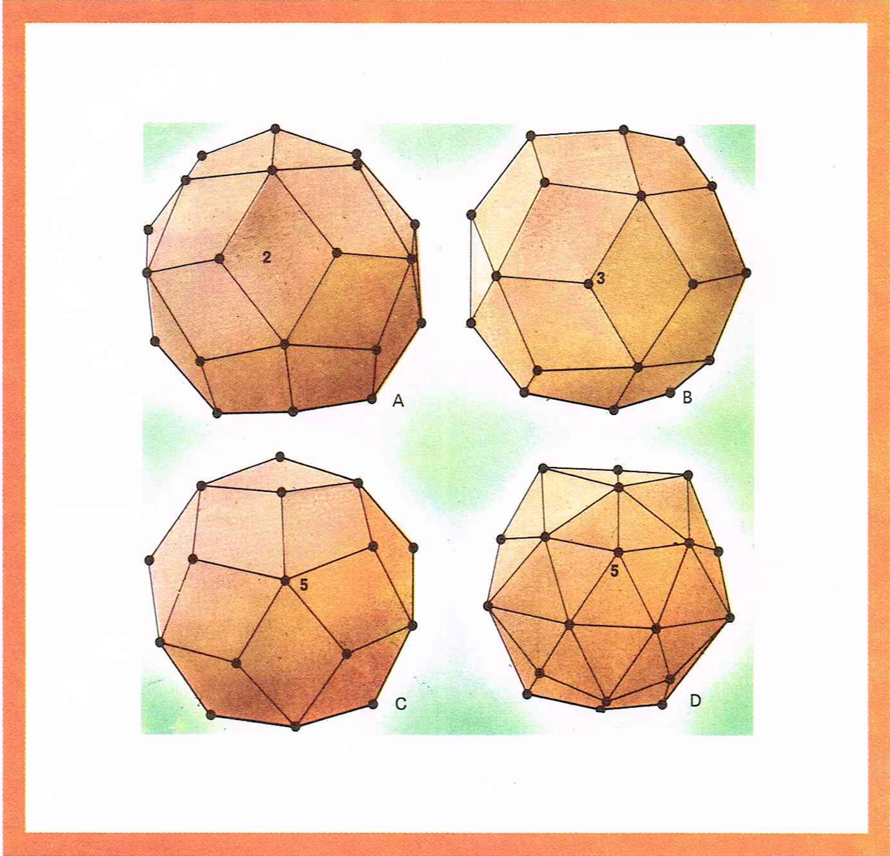
Les virus à symétrie cubique, les mieux étudiés de ce point de vue, présentent souvent les caractères de l'un des solides réguliers de la géométrie classique, l'icosaèdre. Ils sont habituellement sous forme d'un solide à 20 faces identiques, constituées par des triangles équilatéraux. Ils possèdent 3 axes de symétrie, considérés selon des sommets ou faces ou arêtes; l'icosaèdre peut tourner selon 3 axes de rotation présentant le même aspect symétrique, respectivement dans les positions 5, 3 et 2 (axes de symétrie d'ordres 5, 3 et 2, ou encore quinaire, tertiaire et binaire).

Certains virus à symétrie cubique, très petits, les Picornavirus, semblent posséder une structure triacontaédrique, c'est-à-dire qu'il s'agit de solides géométriques présentant 30 faces rhombiques. Enfin, certains bactériophages parmi les plus simples ont une structure tétraédrique. La structure cristalline des capsides a été prévue à l'avance par Watson et Crick : ces chercheurs, considérant que la capside est constituée par des molécules protéiques toutes égales, d'un type unique, en avaient supposé la disposition régulière selon un solide géométrique icosaédrique, le seul permettant la juxtaposition du plus grand nombre d'unités identiques dans le minimum d'espace (de fait, dans l'icosaèdre, le rapport de la surface par rapport au volume atteint ses valeurs les plus basses). L'hypothèse des deux auteurs s'est révélée vraie seulement pour les virus à symétrie cubique les plus petits; des recherches plus récentes ont montré que, dans certains cas, la capside est constituée par diverses protéines, associées parfois en plusieurs couches, pour donner des capsides doubles. Chez les plus gros virus, les structures cristallines de ce type ne sont plus observées, car les forces de Van der Waals, responsables de la cohésion de chacune des molécules, ne peuvent agir dans des structures dont le diamètre dépasse 100 nm. Les capsomères, chez les virus à symétrie cubique, ne sont pas distribués sur les faces de la capside en nombre constant pour chaque type de virus. Pour les virus de forme icosaédrique, il est possible de calculer le nombre total des capsomères du virion, en appliquant la formule :

$$N = 10 \times (n-1)^2 + 2,$$

où N est le nombre total des capsomères, et n le nombre des capsomères compris dans l'un des côtés du triangle équilatéral de l'icosaèdre; ce dernier élément peut être déterminé par des photographies au microscope électronique. (Voir tableau 1.)

Les capsomères, qui font saillie sur la surface de la capside comme les piquants d'un oursin, ont également une structure géométrique. Le plus souvent, ils présentent la forme de prismes creux de section pentagonale (aux angles), ou hexagonale (sur les faces); parfois, leur section est cylindrique. On connaît également des exemples de capsomères de section circulaire, solides, sans cavité interne (chez les Picornavirus). Leur longueur est de 100 Å à 110 Å, et leur diamètre de 50 Å à 60 Å. A l'aide de photographies superposées et ayant subi une rotation selon divers angles, on a pu faire de remarquables découvertes sur les plus fines structures de la capside virale.

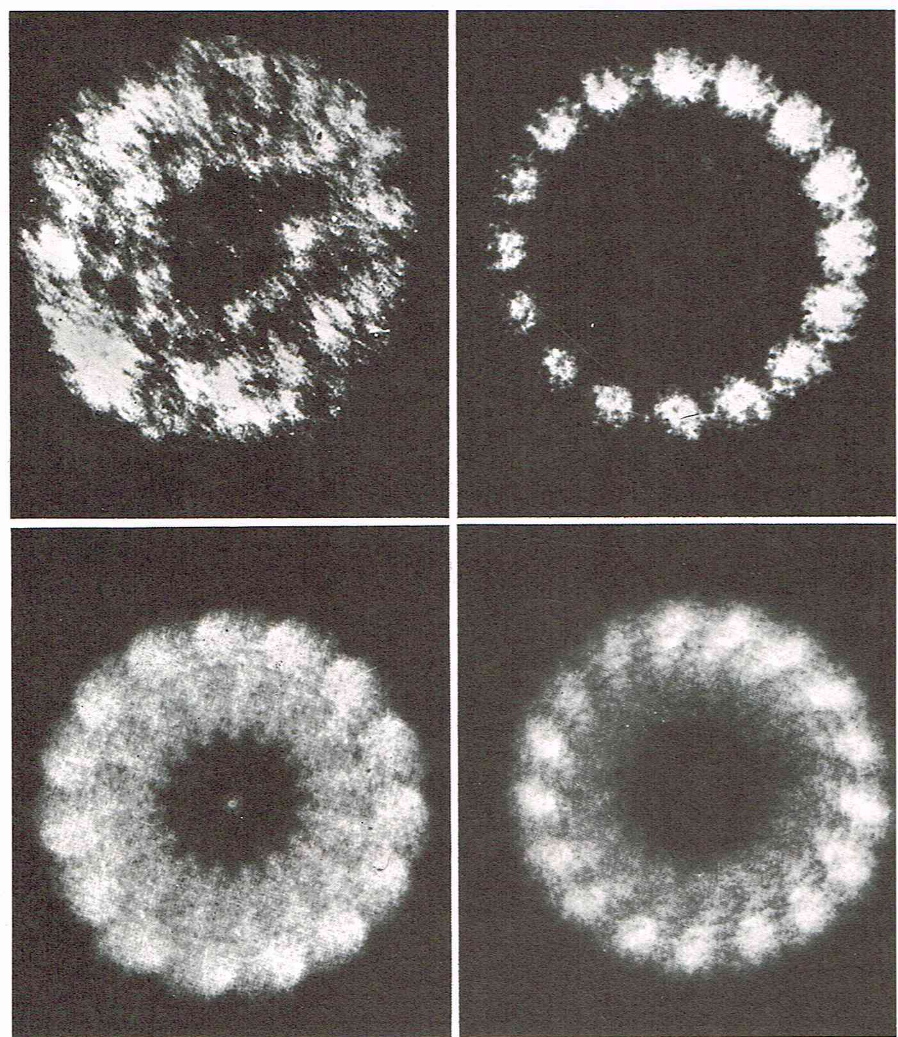


I.G.D.A.

▲ ***Exemples de* diverses morphologies de virus *;***
A, modèle de triacontaèdre rhombique vu selon son axe de symétrie 2;
B, modèle de triacontaèdre rhombique vu selon son axe de symétrie 3;
C, modèle de triacontaèdre rhombique vu selon son axe de symétrie 5;
D, modèle de dodécaèdre vu selon son axe de symétrie 5.
Les particules de virus Polio présentent une symétrie identique à celle que l'on peut voir en A, B et C.
On observe très souvent une figure rhombique centrale.

TABLEAU 1 - NOMBRE DES CAPSOMÈRES CHEZ CERTAINS VIRUS à structure géométrique rigide

Virus	Nombre de capsomères par côté	Nombre total de capsomères
Bactériophage Φ X 174	2	12
Papova Virus	3	42
Réovirus	4	92
Herpesvirus	5	162
Adénovirus	6	252
Tipula iridescens	10	812



M. Pitzurra

▲ *A gauche, virus de la* **mosaïque du tabac.** *Images obtenues en fixant une photomicrographie du virus vu en coupe transversale sur un disque tournant, divisé en un nombre de fractions allant de 11 à 21. Le nombre des diviseurs étant* n, *on prend une photographie en faisant tourner à chaque fois le disque de 360°/*n, *pendant* n *fois : en haut à gauche, aspect originel; à droite, après rotation de* n *= 16, en bas à gauche :* n *= 15; à droite :* n *= 17. A droite, le virus de la mosaïque du tabac.*



I.G.D.A.

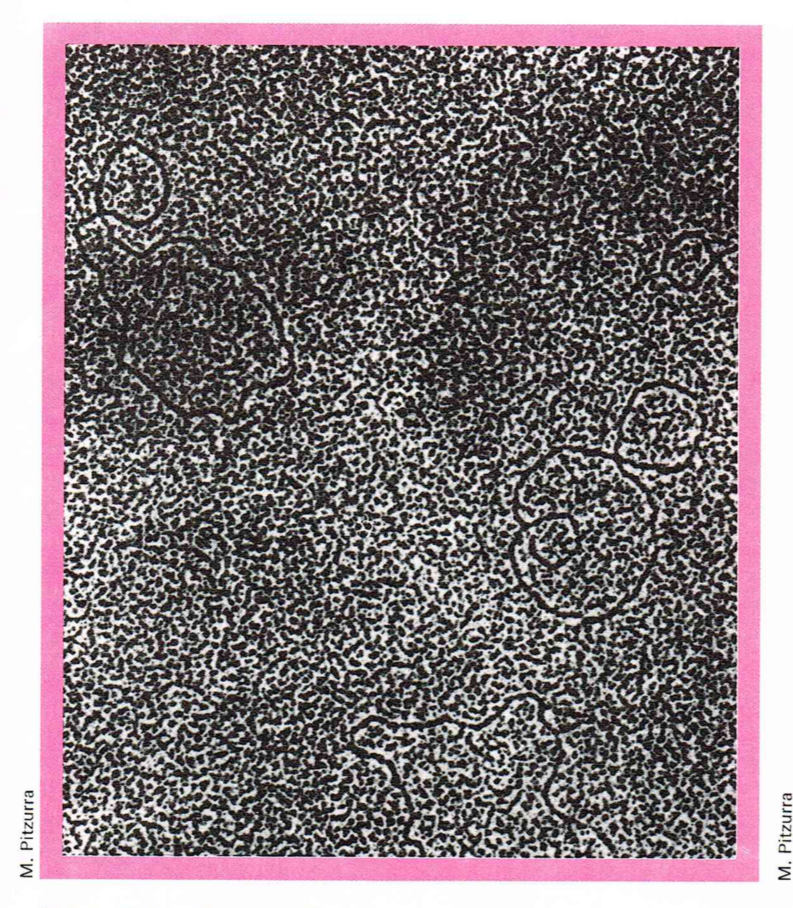
Chez les *virus à symétrie hélicoïdale,* les unités structurales de la capside entourent l'acide nucléique central en se disposant selon un tore. La souplesse de ces nucléocapsides est très variable. Le virion, chez les virus végétaux comme le virus de la mosaïque du tabac, est assez rigide et présente l'aspect d'un bâtonnet, dont la longueur peut atteindre 300 nm. Les virus animaux à symétrie hélicoïdale sont plus flexibles et, dans de nombreux cas, sont entortillés sur eux-mêmes.

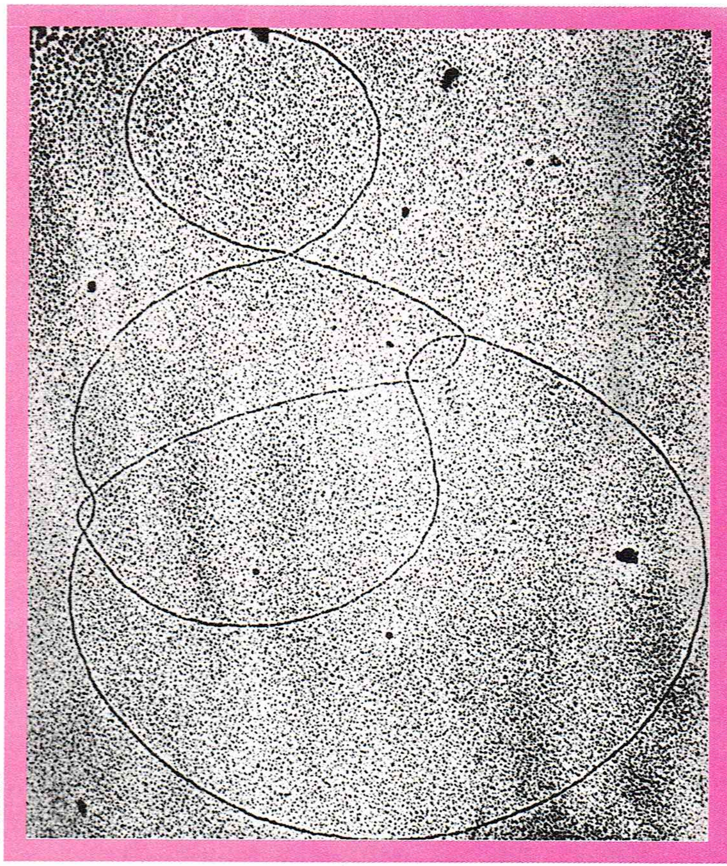
La détermination du nombre des unités structurales selon le tore de la capside est difficile : il n'est pas possible d'utiliser leur nombre comme critère de classification, contrairement aux virus à symétrie cubique; on préfère avoir recours à l'indication du diamètre transversal du cylindre torique. Les virus à symétrie hélicoïdale peuvent aussi posséder une membrane limitante ou être nus. (Voir tableau 2.)

Les bactériophages et certains virus des animaux ont des formes beaucoup plus complexes, qui n'entrent pas dans les groupes décrits jusqu'ici. Les bactériophages (virus des Bactéries) présentent une *symétrie binaire :* ils ont une tête à symétrie cubique, et une queue à symétrie hélicoïdale. Parmi les virus des animaux, les Poxvirus semblent, dans quelques cas, présenter une structure spiralée compliquée, alors que dans d'autres ils ressemblent à un petit peloton de laine; il n'est pas encore possible de se prononcer définitivement à ce sujet. Il existe aussi des types de virus sur lesquels on n'a pu encore recueillir aucun élément de description; c'est le cas des virus de la leucémie des souris.

TABLEAU 2 - FORME ET TAILLE DES CAPSOMÈRES DE CERTAINS VIRUS

Virus	Forme des capsomères	Diamètre des capsomères
Virus du papillome de Shope	Cylindre allongé	80 Å
Virus du papillome humain (verrues)	Cylindre allongé	30 Å
Virus Poliome et SV 40	Cylindre allongé	70 Å
Agent RV de Kilham (virus du Rat)	Polyèdres solides	20 Å
Virus de la fièvre aphteuse	Cylindres creux	80 Å
Réovirus	Prisme hexagonal creux	80 Å
Adénovirus	Cylindres creux	80 Å
Herpesvirus (virus de l'herpès)	Polyèdres hexagonaux creux	95 Å


M. Pitzurra


M. Pitzurra

▲ *A gauche, photomicrographie électronique de molécules d'ADN* du virus Poliome *purifié ; toutes les molécules sont nettement circulaires, leur périmètre est de 1,6 μ et leur poids moléculaire de 3 × 10⁶ daltons. A droite, photomicrographie électronique d'une molécule circulaire d'ADN* du bactériophage lambda ; *la ligne de référence (en haut, à droite) correspond à une longueur de 1 μ, la longueur de la circonférence est de 1,3 μ (d'après Watson).*

Composition chimique des virus

Les virus sont simples, non seulement par la forme, mais plus encore par leur constitution chimique, réduite à quelques grosses molécules indispensables pour la conservation de l'espèce au sens le plus simple du terme.

Le constituant chimique fondamental des virus est l'acide nucléique. Comme nous l'avons vu, contrairement à ce qui a lieu dans toutes les cellules, les virus possèdent une seule molécule d'acide nucléique, d'un type unique : soit de l'ADN, soit de l'ARN. La molécule d'acide nucléique, qui contient l'information génétique nécessaire pour la propagation de toute la particule virale, dotée d'un pouvoir pathogène, répète dans sa structure le schéma général établi par Watson et Crick. Toutefois, les deux types d'acides nucléiques existant chez les virus présentent quelques particularités. Dans la plupart des virus à ADN, l'acide nucléique est *bicaténaire* (en spirale double), alors que chez les virus à ARN, l'acide nucléique est *monocaténaire* (en spirale simple).

Il existe des exceptions à cette règle. Par exemple, certains bactériophages sont pourvus d'ARN monocaténaire, c'est le cas notamment pour Phi X 174, S 13, alors que les Réovirus animaux ont un ARN bicaténaire (tableau 3).

Tableau 3
Composition chimique de certains virus (en pourcentage)

Virus	ARN %	ADN %	Protéines %	Lipides %	Glucides %
Poliomyélite	26	–	74	–	–
Grippe	1	–	75	18	6
EMC (encéphalomyocardite des rongeurs)	30	–	70	–	–
Adénovirus	–	30	70	–	–
Variole, cow-pox, vaccine	–	6	89	4	–
Papillome de Shope	–	9	91	–	–
Bactériophage T_2	–	50	50	–	–
Mosaïque du tabac	5	–	95	–	–
Virus X de la pomme de terre	6	–	94	–	–
Virus de la nécrose du tabac	18	–	82	–	–

◀ *Tableau 3 : composition chimique de quelques virus.*

Tableau 4 Détermination des acides nucléiques viraux par coloration par l'orangé d'acridine et par des enzymes spécifiques (désoxyribonucléases = ADNases et ribonucléases = ARNases)			
Préparation	Couleur observée avec l'orangé d'acridine à 0,1 % et au pH4	Sensibilité à l'ADNase	Sensibilité à l'ARNase
ADN de virus animaux en double spirale	jaune	+	–
ADN de bactériophages en double spirale	jaune	+	–
ADN de bactériophages en spirale simple	rouge	+	–
ARN viral en spirale simple	rouge	–	+

▲ ***Tableau 4 : récapitulatif des techniques permettant de définir le type d'acide nucléique propre à chaque virus.***

Le tableau 4 signale certaines techniques qui, combinées les unes avec les autres, permettent de définir le type d'acide nucléique propre à chacun des virus.

Le plus important élément du point de vue pondéral est la fraction protidique de la capside. Nous avons déjà signalé l'hypothèse émise il y a quelques années que, tout au moins dans les virus de petite taille, la capside était composée d'un seul type de molécules protéiques, toutes égales, réunies selon une architecture régulière autour de l'acide nucléique. Cette supposition a été en grande partie confirmée. Cependant, en 1966, Maizel a démontré que, chez certains virus animaux, à symétrie cubique, la capside est certainement formée par plus d'une protéine (10 pour les Adénovirus, et au moins 4 pour les Poliovirus).

Les virus ne possèdent pas normalement de protéines douées d'activité enzymatique (les enzymes ne sont que des protéines dotées de capacités catalytiques pour des réactions spécifiques). De ce point de vue, les virus sont totalement soumis aux structures enzymatiques du noyau et du cytoplasme de la cellule qui les héberge.

Il existe toutefois des exceptions à cette règle générale. Par exemple, les virus parasites d'une entérobactérie (*Escherichia coli*, un des agents des colibacilloses et Bactérie normale du tube digestif) élaborent la lysozyme, protéine capable d'attaquer et de scinder l'épaisse paroi cellulaire de la cellule bactérienne hôte. Chez certains virus animaux, on connaît très bien des systèmes enzymatiques actifs vis-à-vis de certains substratums cellulaires spécifiques. En outre, le virus de la grippe sécrète une enzyme, la neuraminidase, qui catalyse la rupture de la liaison entre l'acide N-acétylneuraminique et les mucopeptides de la membrane cytoplasmique de certaines cellules et de certains globules rouges. On a découvert chez le virus de la variole d'autres enzymes (catalases, lipases, phosphatases). Il s'agit néanmoins de cas particuliers, qui ne modifient pas la conception générale de l'absence de structures enzymatiques essentielles chez les virions : il convient d'ajouter que, au moins dans certains cas, on n'exclut pas la possibilité que ces enzymes soient en réalité produites par la cellule dans laquelle le virus s'est développé, plutôt que par le virus lui-même.

Des lipides (matières grasses) ont été décrits uniquement chez les virus animaux possédant une membrane limitante péricapsidienne : ce sont des phospholipides, des glucolipides, des matières grasses neutres, des acides gras, et du cholestérol. Leur ensemble est comparable, par la complexité et la constitution, à la composition lipidique des membranes cellulaires, dont ces virus tirent leur manteau ; chez les virus qui en possèdent, ces matières grasses conditionnent la sensibilité à l'éther et au chloroforme, ces produits étant des solvants des matières grasses.

Enfin, on a observé chez un certain nombre de virus animaux une faible quantité d'hydrates de carbone ; en ce cas également, les données analytiques semblent indiquer une grande ressemblance avec les hydrates de carbone présents à la surface des cellules dans lesquelles le virus s'est développé.

Rapports entre le virus et la cellule hôte

D'une façon très schématique, on peut considérer les virus comme des amas de gènes (éléments des chromosomes ou groupes de séquences nucléotidiques de leur acide nucléique), renfermés dans une enveloppe protidique de protection ; ils sont totalement dépourvus des enzymes et des organites qui permettent à un micro-organisme ou à une cellule complète de se nourrir, de respirer, de faire la synthèse de nouvelles protéines et de se multiplier. Cependant, les virus se perpétuent, réussissant à reproduire rigoureusement à chaque nouvelle génération leur schéma d'organisation, codifié dans leur minuscule appareil nucléaire. Une particule du virus de la mosaïque du tabac aura une descendance de particules identiques, de la même façon que cela se produit pour toute espèce vivante.

Pour atteindre ce résultat, le virus n'a qu'un moyen à sa disposition : pénétrer dans une cellule et, tant qu'elle est vivante, exploiter les possibilités de son organisation interne (cytoplasmique et nucléaire), en dérivant à son profit l'activité de synthèse qui s'y déroule ; cela s'effectue de façons différentes selon les cas, mais toujours avec le même résultat final. C'est de la cellule envahie que naissent, pour ainsi dire, les nouvelles générations de virus, copies exactes par réplication du prototype envahisseur. C'est cette forme de parasitisme obligatoire qui représente le plus important caractère biologique des virus, et qui les différencie fondamentalement de tous les autres micro-organismes.

L'invasion de la cellule

Chaque être vivant, des Bactéries jusqu'à l'homme, est victime de virus parasites qui lui sont propres. Néanmoins, quelle que soit la complexité de l'organisme hôte, l'invasion se fait toujours au niveau cellulaire, avec des épisodes obligatoires se répétant selon un scénario général et de façon constante.

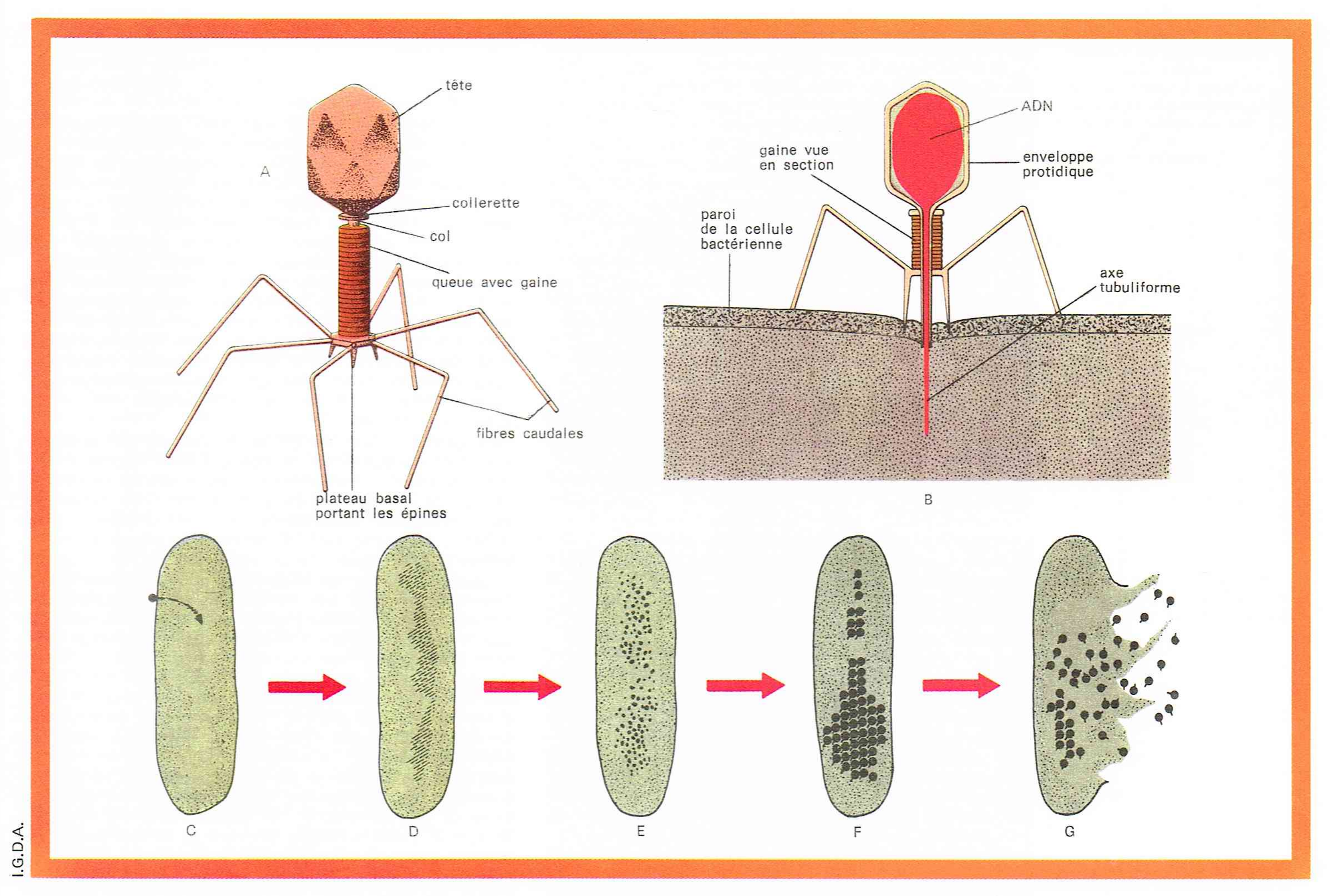
Les modes et les durées de ce parasitisme ainsi que les résultats auxquels celui-ci aboutit sont des plus variés. Cependant, le processus se déroule en passant par des phases qui se succèdent régulièrement.

Phase d'absorption. Le virus entre en contact avec la membrane cytoplasmique cellulaire et y adhère. Mis à part l'action de forces électrostatiques qui sont en cause dans tous les phénomènes d'adhésion, même dans le cas de composés inorganiques, il existe pour chaque type de virus, à la surface des membranes cytoplasmiques cellulaires, des récepteurs spécifiques, constitués par des groupements chimiques auxquels le virus se fixe de manière élective mais réversible.

Phase de pénétration. Celle-ci a lieu selon différents mécanismes. En certains cas, c'est seulement l'acide nucléique du virion adsorbé sur la membrane cytoplasmique qui pénètre à l'intérieur de la cellule, alors que la capside reste à l'extérieur, comme une coquille vide : c'est, en particulier, ce qui se passe chez les bactériophages. D'autres fois, la totalité du virion, par suite d'un processus actif de pinocytose (phagocytose) de la part de la cellule, traverse la membrane cytoplasmique.

Phase d'éclipse. Immédiatement après la pénétration le virus n'est plus visible dans la cellule infectée, ni par des méthodes biologiques, ni par des recherches au microscope électronique. C'est la *phase de latence*, pendant laquelle l'acide nucléique viral se libère de l'enveloppe protidique (si cela n'a pas déjà eu lieu lors de la phase de pénétration) et s'insère en tant qu'acide nucléique étranger dans le cycle de l'activité de synthèse de l'hôte, en modifiant profondément ce cycle. La phase d'éclipse dure généralement de quelques minutes à quelques heures. (Nous avons déjà souligné toute son importance dans la définition des virus vrais.)

Phase de maturation. Après la phase d'éclipse, on voit apparaître à l'intérieur de la cellule, et on peut y détecter au microscope électronique, des unités virales néoformées ; celles-ci apparaissent, selon différentes modalités, parfois dans le noyau, parfois dans le cytoplasme, parfois enfin dans l'un et l'autre (cela dépend des virus considérés). Il arrive également que les divers



▲ **Un bactériophage** *est un ensemble d'éléments protidiques. La* **tête** *est un icosaèdre allongé, à 30 faces, rempli d'ADN (A); elle est reliée par un* **col** *à la* **queue**, *structure creuse et cylindrique, entourée par une* **gaine** *contractile et fixée à un* **plateau basal**, *à* **4 épines** *et* **6 fibres caudales**. *Les épines et les fibres servent à la fixation du bactériophage sur la paroi cellulaire de la Bactérie qu'il parasite. L'enveloppe se contracte, en inoculant l'acide nucléique (ADN) viral (B). L'infection commence alors (C); il y a d'abord duplication de l'ADN viral (D), puis synthèse des protéines structurales (E), leur réunion pour former le virus complet (F), et enfin la rupture de la Bactérie libérant les particules virales matures (G) [d'après Rapp et Melnick].*

constituants des virions (capside, nucléoïde) se forment en des points différents de la cellule, comme des pièces détachées d'une machine, pour être finalement réunis en virions mûrs, pathogènes, capables après libération de recommencer le cycle dans une autre cellule.

D'une façon générale, pour un virion ayant pénétré dans la cellule sensible, le nombre des virions néoformés, qui apparaissent tous à peu près simultanément, est de plusieurs centaines. Tous n'iront pas jusqu'à la maturation complète, et l'on peut considérer qu'une fraction seulement des virions néoformés sont capables de pouvoir pathogène pour d'autres cellules sensibles.

Phase de libération. Une fois achevée la maturation des virions, la cellule infectée libère les virions complets, généralement avec destruction de la cellule hôte qui, à la fin de la période de maturation, a été vidée de sa substance et ne renferme plus guère que des virions. Il arrive cependant que les virions mûrs, complets, ne soient pas libérés mais restent à l'intérieur de la cellule, y déterminant un état d'infection latent chronique qui, temporairement au moins, n'entraîne ni troubles ni destruction cellulaire.

Le plus souvent, le cycle de reproduction du virus s'accompagne de modifications plus ou moins profondes de l'activité physiologique et chimique ainsi que de la morphologie cytoplasmique et nucléaire de la cellule : leur déroulement et leurs effets sont souvent spécifiques de chaque type d'infection virale.

La synthèse protidique cellulaire

Le mécanisme par lequel sont réalisées les synthèses protidiques dans la cellule (qui est, au fond, le mécanisme par lequel une cellule croît, se multiplie et voit ses fonctions s'exercer) est bien connu grâce aux études effectuées pendant la dernière décennie. Nous ne pouvons ici que le rappeler brièvement, pour la bonne compréhension de la dynamique de l'infection virale.

Les acides nucléiques cellulaires (ADN et ARN) sont constitués par une chaîne d'éléments, qui, liés les uns aux autres selon un schéma précis, répété d'innombrables fois, forment d'énormes molécules, ayant les plus grands poids moléculaires connus. Les éléments constitutifs des acides nucléiques sont :

— le ribose (dans l'ARN), monosaccharide à 5 atomes de carbone;

— le désoxyribose (dans l'ADN), monosaccharide à 5 atomes de carbone, différant du précédent parce qu'il possède un groupe OH en moins;

— trois bases pyrimidiques, la cytosine (C) dans l'ADN et l'ARN, la thymine (T) dans l'ADN, et l'uracile (U) dans l'ARN;

— deux bases puriques, l'adénine (A) et la guanine (G), aussi bien dans l'ADN que dans l'ARN;

— l'acide orthophosphorique.

Certains ADN, même chez les virus, contiennent des bases puriques et pyrimidiques méthylées (avec un groupe CH_3).

Les éléments constitutifs des deux acides nucléiques sont liés selon un alignement vertical constitué par les nucléotides, chaque nucléotide étant composé par une molécule d'acide phosphorique, une molécule de monosaccharide (ribose ou désoxyribose, respectivement dans l'ARN et dans l'ADN), et une base (purique ou pyrimidique). Le monosaccharide de chaque nucléotide est lié par le groupe phosphorique au monosaccharide du nucléotide adjacent, selon une structure rigide et uniforme. Les bases, au contraire, à raison d'une pour chaque nucléotide, sont distribuées de façon variable le long de ce squelette. Cette suite variable de bases dans les acides nucléiques constitue, chez toutes les espèces vivantes (aussi bien les micro-organismes que les êtres les plus évolués), le code génétique renfermant l'information selon laquelle les protéines spécifiques de chaque cellule doivent être formées. On peut faire à ce sujet une comparaison avec l'alphabet morse : avec le trait et le point, soit deux symboles seulement, on peut composer toute phrase. Dans le code génétique, les symboles sont

au nombre de cinq (quatre pour chaque type d'acide nucléique) : adénine, guanine, cytosine, thymine et uracile.

Les protéines sont composées par des suites d'acides aminés, soit 21 au total. Dans les acides nucléiques, chacun des acides aminés est enregistré, en code, par les bases de 3 nucléotides adjacents, selon une formule à peu près complètement déchiffrée. Les trois bases nécessaires pour définir un acide aminé sont appelées un *codon*. Le codon pour la lysine, un acide aminé, est : AAG (c'est-à-dire une suite de 3 mononucléotides dont les bases sont dans l'ordre : adénine-adénine-guanine). Pour la leucine, le codon est un autre acide aminé : UUA (soit 3 mononucléotides d'ARN, dont les bases sont, dans l'ordre : uracile-uracile-adénine). Les acides aminés étant au nombre de 21, alors qu'il y a 64 codons possibles, il en résulte que chaque acide aminé peut être indiqué par plusieurs codons. Certains codons ne servent pas à indiquer des acides aminés mais remplissent d'autres fonctions (débuts et interruptions de synthèses).

Dans l'ADN, les nucléotides ne sont pas disposés en une seule rangée, mais en deux séries parallèles, opposées, réunies l'une à l'autre en spirale, par de faibles ponts hydrogène entre les bases. Pour des raisons chimiques (affinités) et spatiales (longueur de la chaîne), à chaque base purique de l'une des deux moitiés doit correspondre, de l'autre côté, une base pyrimidique. Il en découle que, à chaque fois qu'en un point de l'une des deux moitiés se trouve une molécule de thymine, une molécule d'adénine doit correspondre dans l'autre moitié; à l'inverse, à une molécule de guanine doit correspondre une molécule de cytosine. Dans l'ARN, à une molécule d'adénine correspond une molécule d'uracile, et réciproquement. Ces règles de correspondance ne supportent aucune exception, sous peine de graves perturbations de l'organisation de la cellule.

La suite des bases de l'ADN nucléaire contient en code les informations relatives à toutes les synthèses protidiques propres à l'espèce; les nucléotides conservent rigoureusement cette structure et la transmettent aux générations successives. Pour que cela ait lieu, il faut que chaque molécule d'ADN, pendant l'activité de multiplication, produise d'autres molécules d'ADN parfaitement identiques; il est donc nécessaire que, pendant la phase de vie végétative (en l'absence d'activité de reproduction), l'information génétique de l'ADN nucléaire se traduise continuellement par des synthèses protidiques spécifiques; c'est à celles-ci qu'est due la caractérisation de chaque cellule. Ces phénomènes se déroulent grâce au processus de répétition semi-conservative de l'ADN nucléaire (lors de la phase de multiplication) et au processus de transcription du message génétique au niveau des opérateurs cytoplasmiques, avec l'intervention de l'ARN (lors de la phase végétative).

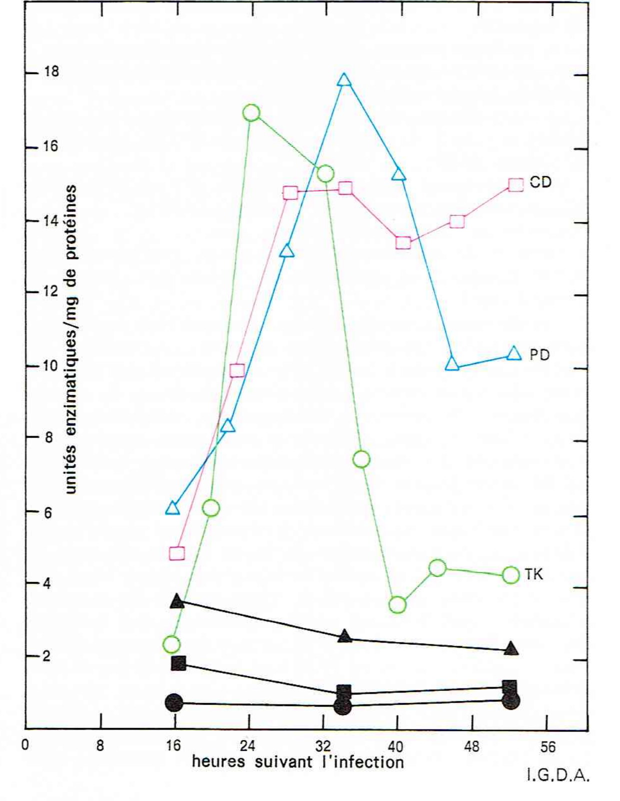
Grâce au mécanisme de répétition, dans le noyau, la molécule d'ADN s'autoréplique en engendrant de nouvelles molécules selon la même séquence de codon. La double hélice d'ADN commence par se dérouler et s'ouvrir; puis, dans chacune des deux moitiés, tous les éléments constitutifs sont reconstitués, du fait de l'intervention de nombreuses enzymes spécifiques (les désoxyribonucléopolymérases, ou ADN polymérases), selon le schéma indiqué. A la fin du processus, une molécule d'ADN en a donné deux autres, identiques, avec une moitié préexistante, et une autre moitié de néoformation (autoréplication conservative). Les nouvelles molécules d'ADN seront ensuite réparties également entre les deux cellules filles, dont chacune conservera de façon précise les séquences nucléotidiques qui caractérisent son génome.

Pendant la phase de vie végétative, en l'absence de processus multiplicatifs en cours, l'ADN nucléaire sert aux processus de transcription, c'est-à-dire au processus d'envoi du message contenu dans son code génétique aux opérateurs cytoplasmiques. Les réactions sont réalisées dans une seule direction (du noyau au cytoplasme), selon une chaîne complexe qui se présente comme suit. Dans les séquences nucléotidiques d'une demi-hélice d'ADN (on ne sait pas encore exactement laquelle), de très petites molécules d'ARN se forment au niveau nucléaire, grâce à la fusion des composants dont nous avons parlé (acide phosphorique, ribose, thymine, uracile, adénine, guanine); à chaque base de l'ADN doit correspondre une base de l'ARN. Là aussi, la synthèse est possible grâce à l'intervention de nombreuses enzymes spécifiques (les ribonucléopolymérases, ou ARN polymérases). L'ARN se forme comme l'image spéculaire de l'ADN, en ce qui concerne les caractères correspondant au message, qui, à tout moment, doit être transmis au cytoplasme. La double hélice d'ADN se déroule et libère les bases nécessaires en des points du génome successivement concernés.

Dans l'une des deux moitiés de la double hélice d'ADN déroulée, l'ARN est constitué de façon complémentaire : à chaque molécule d'adénine correspond une molécule d'uracile, et à chaque molécule de guanine correspond une molécule de cytosine. Il en résulte une molécule d'ARN, de caractères exactement complémentaires à la séquence des bases de la portion d'ADN, dont le message doit être envoyé aux opérateurs cytoplasmiques.

L'ARN de néoformation est appelé messager (ARN*m*, ou ARN messager) : il abandonne le noyau lorsque la synthèse est réalisée et est transféré dans le cytoplasme au niveau des ribosomes, organites sphériques chargés de concrétiser le messager par une synthèse protidique. Parcourant tout l'ARN*m* d'une extrémité à l'autre, comme sur un monorail, ils en lisent la succession des bases à raison de trois à la fois, et, les interprétant (grâce à un autre type d'ARN, l'ARN de transfert, ou ARN*t*), ils prennent l'acide aminé correspondant. Au fur et à mesure qu'un ribosome avance le long de l'ARN*m*, la chaîne des acides aminés en formation s'allonge; elle est complète quand le dernier codon a été lu. Alors, la chaîne d'acides aminés, qui a désormais les dimensions d'une protéine complète, se libère; le ribosome est prêt à recommencer son travail, et la molécule d'ARN*m* se résout en ses composants. Une molécule protidique est née, portant en elle le message, lequel, partant du noyau, devait être réalisé à ce moment, de la façon voulue.

C'est dans ce processus complexe et bien ordonné ayant lieu dans la cellule que s'insère le virus avec son acide nucléique, imprimant un nouveau cours aux synthèses protidiques. Une fois connue la dynamique dont dépend la reproduction et la transcription des acides nucléiques nucléaires, il n'est pas difficile de comprendre la façon dont le virus est capable d'exercer son action de perturbation au niveau moléculaire, rendant pratiquement réalisable son propre code génétique aux dépens des structures nucléaires et cytoplasmatiques de la cellule envahie.



▶ ***Graphique du développement dans le temps de l'activité enzymatique dans des cultures cellulaires de reins de rat infectés par le* virus Poliome *(symboles en couleur) ou non infectés (symboles noirs); CD, désoxycytidyl désaminase; PD, ADN-polymérases ou désoxyribonucléo-polymérases; TK, thymidine-kinase (d'après Hartwell, M. Voght, Dulbecco).***

Reproduction des acides nucléiques viraux

L'étude de l'action des virus a apporté la confirmation la plus nette que la fonction génétique est liée aux acides nucléiques : en effet, inoculés dans des cellules réceptives, les acides nucléiques que l'on isole des virus provoquent la synthèse de protéines identiques à celles du virion dont elles proviennent. Puisque, comme nous l'avons vu, les virus possèdent un seul type d'acide nucléique, de l'ADN ou de l'ARN en simple ou en double hélice, la modalité d'interférence des processus de synthèse cellulaire sera différente en fonction de cette condition.

Les virus pourvus d'ADN bicaténaire, c'est-à-dire en double hélice, comme le virus de la variole humaine et celui du cow-pox, le virus du Poliome (oncogène), les bactériophages T_2, T_4, et T_6 d'*Escherichia coli,* et bien d'autres qui ont été étudiés en détail, commencent immédiatement après la pénétration dans la cellule hôte le processus d'autoréplication de leur ADN, selon des mécanismes assez proches de ceux que nous avons décrits pour les cellules entières. L'ADN viral se déroule, et, dans ses deux moitiés, selon un processus semi-conservatif qui utilise les désoxyribonucléopolymérases (ADN polymérases) de l'hôte lui-même sans que la formation de nouvelles enzymes soit nécessaire, la synthèse des nouvelles molécules d'ADN du virus spécifique commence. En certains cas, par exemple au cours d'infections par le virus Poliome, la production d'ADN et des enzymes nécessaires à sa formation augmente considérablement au cours des premières heures qui suivent l'infection : les caractères chimiques des enzymes produites lors de cette phase de l'infection ne diffèrent pas de ceux qui sont propres aux enzymes isolées à partir de ces cellules dans des conditions normales.

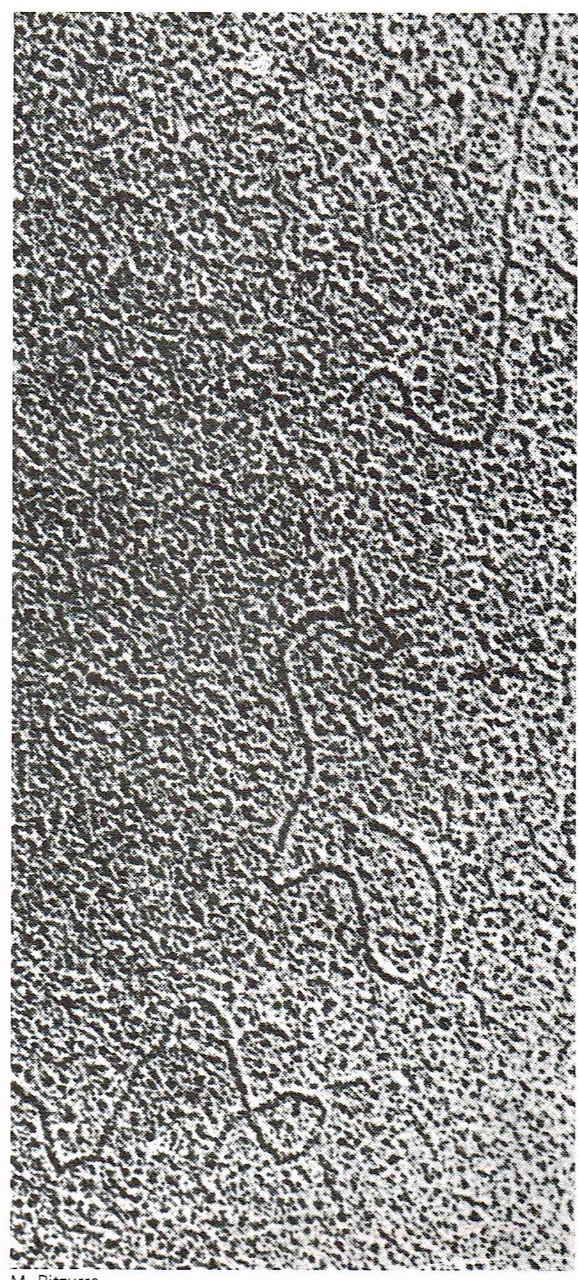
C'est seulement quand il existe dans l'ADN viral des bases méthylées, absentes chez l'hôte, qu'est nécessaire la synthèse d'enzymes virus-spécifiques. C'est le cas du bactériophage T_2, chez lequel l'ADN possède de l'hydroxo-méthyl-5-cytosine à la place de la cytosine. L'ADN viral doit porter aussi en lui-même l'information pour la synthèse de cet élément constitutif particulier.

Chez les virus à ADN en hélice monocaténaire, le processus ne semble guère différent de celui observé pour l'ADN bicaténaire. C'est le cas du bactériophage Phi X 174 (fin et long d'environ 8 000 Å) et des bactériophages F_1, Fd (minuscules, ne mesurant pas plus de 80 Å), tous parasites d'*Escherichia coli.* L'acide nucléique n'a pas besoin de se dérouler, et l'ADN viral lui-même sert de modèle pour s'autoreproduire et former une molécule traditionnelle, en double hélice, immédiatement après la pénétration.

Le filament d'ADN originel est considéré comme positif (+) : lié à l'hélice complémentaire négative (—), il donne la forme de répétition, qui continue ensuite à vivre sans avoir besoin d'enzymes virus-spécifiques. On comprend toutefois que, lorsque le cycle de reproduction est achevé, il faudra une enzyme en plus, de néoformation et spécifique, pour libérer les deux demi-hélices d'ADN et faire en sorte que seule la moitié positive (+) participe à la formation du virion mature.

Dans tous les cas, les ADN viraux, après l'autoreproduction, serviront de modèles aux molécules d'ARN*m* virus-spécifiques, pouvant reconnaître seulement l'acide nucléique viral. Leur message sera traduit en utilisant encore une fois des structures cellulaires, sans qu'il soit besoin d'autres informations particulières : ce seront les molécules d'ARN*t* et les ribosomes de la cellule elle-même qui seront mobilisés par l'ARN*m* viral, en vue de la synthèse protidique virus-spécifique.

On n'a, jusqu'à présent, pas observé d'autoreproduction d'ARN dans la cellule normale. Quelque fonction que cet acide nucléique doive assumer (ARN*m*, ARN*t* ou ARN ribosomique), il se forme toujours selon le modèle de l'ADN nucléaire. Mais il semble que le point de départ de ce dernier soit la présence d'une courte chaîne d'ARN qui sert d'amorceur. L'ARN viral, chez les virus qui en sont pourvus, présente une importante différence : pour permettre la formation de nouvelles particules virales, il doit non seulement servir d'ARN*m*, mais aussi de modèle pour la formation d'autres molécules d'ARN identiques ; c'est-à-dire qu'il doit réaliser une duplication semi-conservative. Pour atteindre ce résultat, il faut que soit créé un système d'enzymes, normalement absentes de la cellule, les ribonucléopolymérases ou ARN polymérases virus-spécifiques, indépendantes de l'ADN. Ces enzymes, dont la formation est stimulée immédiatement après la phase de pénétration, catalysent la création de filaments d'ARN complémentaires, selon le modèle fourni par le virus. L'accouplement des bases complémentaires (adénine-uracile, guanine-cytosine) sert, comme toujours, à obtenir la réplique précise des séquences nucléotidiques propres au virion pathogène. Immédiatement après s'être formées, les hélices complémentaires d'ARN viral sont également partiellement utilisées comme modèles pour d'autres molécules identiques, dont certaines feront partie des virions matures, alors que les autres serviront d'ARN*m* pour la création des protéines virus-spécifiques.



M. Pitzurra

◀ ***Photomicrographie électronique de trois formes de duplication en double hélice du virus M_{12} à ARN en filament monocaténaire. Chaque molécule est longue d'1 μ (d'après Watson).***

Le processus est différent selon que le virion contient de l'ARN en spirale simple ou en spirale double : cependant, dans les deux cas, un seul des deux filaments résultant des processus d'autoreproduction servira d'ARN*m*, dans lequel les ribosomes cellulaires synthétiseront les protéines indispensables au virus.

Chez les virus à ARN en filament simple, la partie servant de modèle est la même que celle que l'on retrouve dans le virion mature et est considérée comme positive (+).

Récemment, on a démontré, pour des virus oncogènes ou à ARN, qu'il y avait une synthèse virus induite d'une désoxyribonucléopolymérase, ou ADN polymérase ; c'est là une importante exception à la théorie de Crick. Dans

ce cas particulier, une information est transmise de l'ARN viral, dans le sens rétrograde, à l'ADN cellulaire, d'où naît la formation néoplasique de la cellule.

En conclusion, aussi bien pour les virus à ADN que pour les virus à ARN, les processus de reproduction et de transcription ont lieu avec une large utilisation des systèmes enzymatiques de l'hôte : toutefois, dans les deux cas, il faut absolument qu'ait lieu la formation *ex novo*, selon une information contenue dans le génome viral, d'ARN messager (ARN*m*) chargé de transmettre au système cellulaire polyribosomique le code des acides nucléiques viraux.

Synthèse des protéines virales

Immédiatement après la phase de pénétration, dès la phase d'éclipse, le virus doit commencer à effectuer, en même temps que les processus d'autoreproduction de ses propres acides nucléiques, son activité de synthèse protidique, en substituant les informations contenues dans son code génétique à celles qui sont contenues dans les chromosomes de la cellule hôte. Plus exactement, il doit réaliser la synthèse de quatre groupes de macromolécules protéiques.

- *Les protéines* dites *précoces* apparaissent avant la maturation du virus. Ce sont des protéines codifiées par l'acide nucléique du virus pathogène ; elles ont probablement pour principale fonction de bloquer complètement les activités normales des synthèses macromoléculaires propres à la cellule envahie.
- *Les enzymes virus-spécifiques*, des groupes désoxyribonucléopolymérases (ADN polymérases) et ribonucléopolymérases (ARN polymérases) ont pour charge de réaliser respectivement les synthèses de l'ADN et de l'ARN sur le modèle de l'acide nucléique viral pathogène (processus de répétition).
- *Les protéines tardives* sont toutes codifiées par l'acide nucléique viral de néoformation. Elles correspondent aux protéines structurales de la capside virale et, en outre, à une série d'enzymes pouvant interrompre la synthèse des protéines précoces, qui ne sont désormais plus nécessaires. Les protéines tardives réalisent aussi l'union des composants du virion mature (acide nucléique + capside + membrane limitante quand il y en a une). Dans ce dernier groupe de protéines, par exemple, entre la synthèse de molécules de lysozyme, molécules qui permettent aux bactériophages de se libérer de l'intérieur de la cellule bactérienne parasitée.
- *Les protéines qui accompagnent l'infection virale* sont normalement absentes de la cellule normale ; elles sont plus ou moins liées au virion, dont elles ne font certainement pas partie intégrante, et remplissent une fonction mal définie. Par exemple, dans les noyaux des cellules infectées par des Adénovirus apparaissent des cristaux protidiques prismatiques dont on ignore la signification, et qui sont distincts des agrégats cristallins des particules virales.

Il s'agit, dans l'ensemble, de quatre groupes de macromolécules, qui présentent souvent une activité enzymatique, indispensables au virus pour désorganiser la « chaîne de montage » des acides aminés de l'hôte et pour en utiliser les propriétés à son propre avantage. A chacune des protéines contenues dans les quatre groupes correspond, dans l'acide nucléique viral, un nombre restreint mais suffisant de gènes ; variable selon les virus, ce nombre est toujours contenu dans des limites bien plus modestes que celles du nombre des gènes distribués le long des chromosomes d'une cellule. Ce nombre va de 5 ou 6 gènes pour le virus du Poliome à des maximums de 500 à 1 000 gènes pour les plus gros virus.

Une conséquence obligatoire de la limitation numérique des gènes dans l'acide nucléique des virus est l'utilisation d'un nombre limité de molécules protidiques identiques pour la construction des structures capsidiennes. Seul un nombre restreint d'acides aminés peuvent être codifiés dans le petit génome viral : d'où la nécessité d'une rigoureuse économie des espaces et des structures.

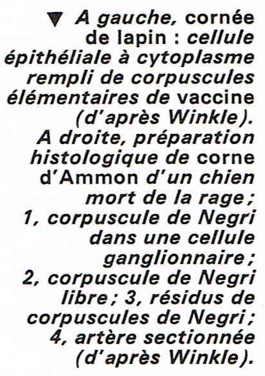
Le blocage de l'activité normale de la cellule, la reproduction des acides nucléiques viraux, la synthèse de protéines virus-spécifiques, la maturation et enfin la libération des virions de néoformation provoquent à l'intérieur de la cellule une série de lésions. Celles-ci se traduisent souvent par des aspects morphologiques caractéristiques, visibles au microscope (même sous faible grossissement) sur des préparations fraîches, ou fixées et colorées selon les techniques histologiques traditionnelles.

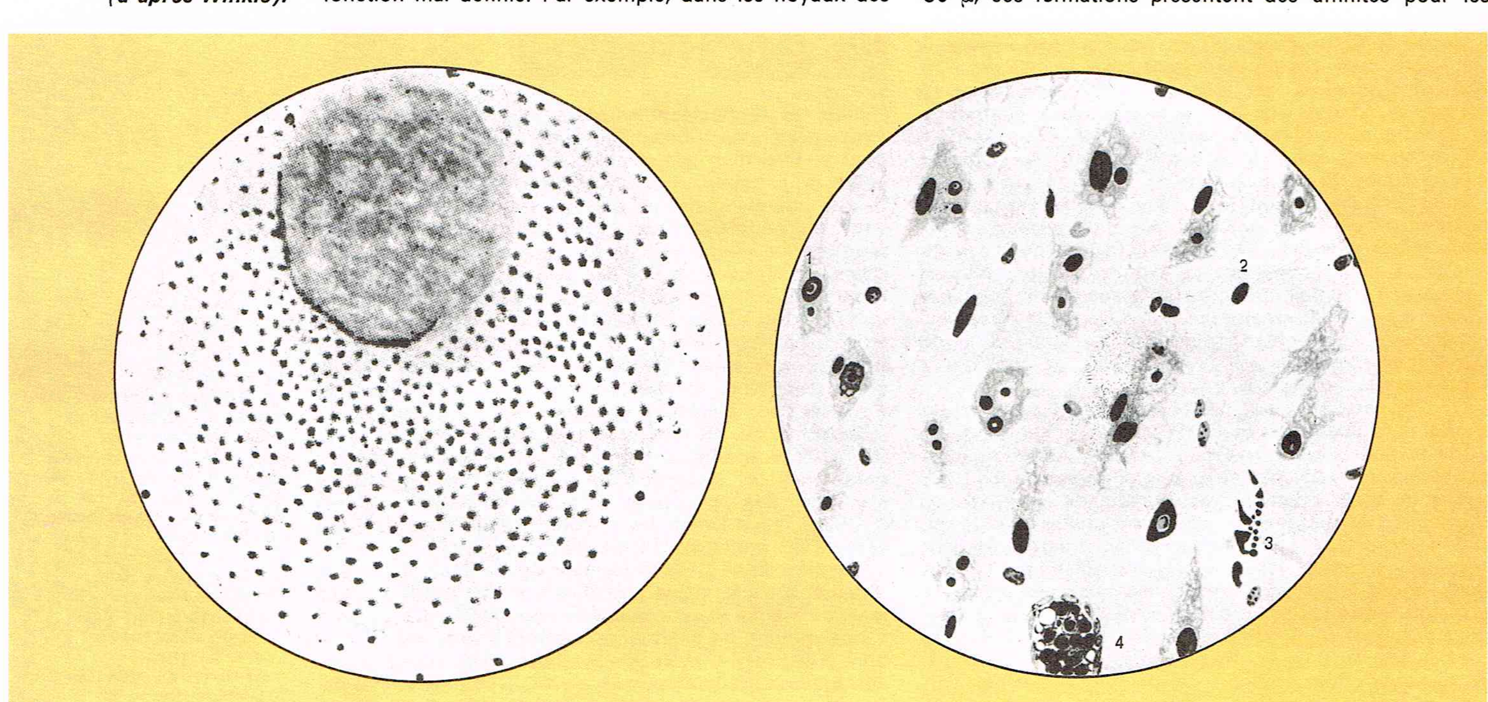
Les corps d'inclusion

En examinant au microscope, sur des préparations histologiques, des cellules envahies par certains virus, on observe dans le noyau et dans le cytoplasme des formations anormales de deux types : les *corpuscules élémentaires* et les *corps d'inclusion*.

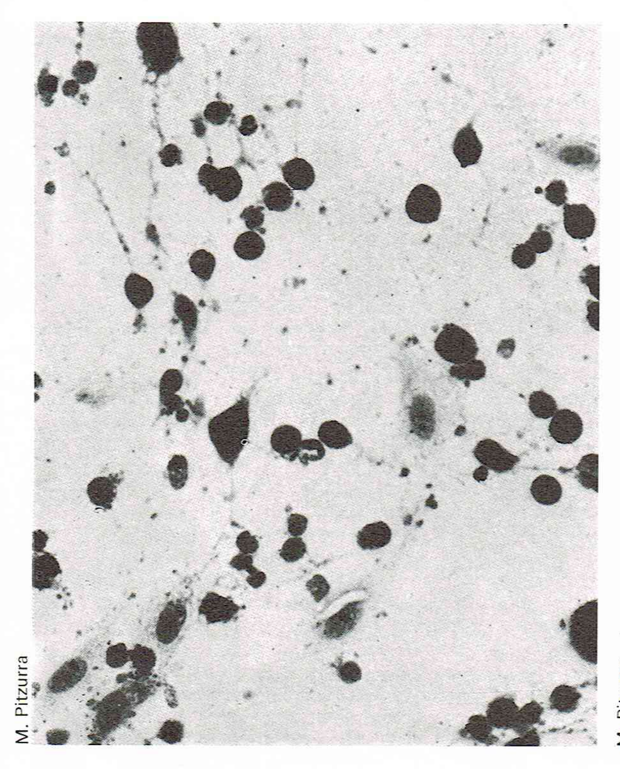
Les corpuscules élémentaires sont de petites formations de 0,2 μ à 0,5 μ de diamètre, bien évidentes dans le cytoplasme des cellules épithéliales en cours d'infection par les gros virus de la variole ou de l'herpès. Colorés par la méthode de Paschen, ils apparaissent de couleur rouge pourpré. On les voit lors de la formation des virions de grosse taille, comme ceux des pox-virus.

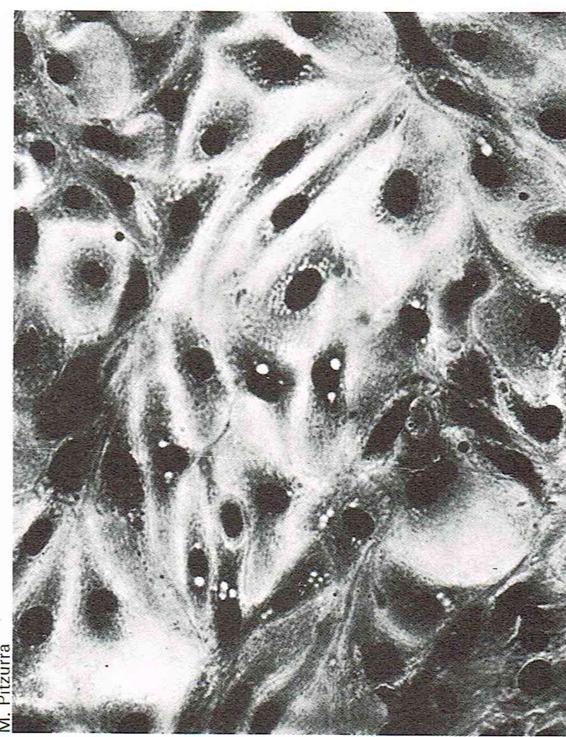
Les corps d'inclusion atteignent une taille bien supérieure : le plus souvent arrondies, d'un diamètre atteignant 30 μ, ces formations présentent des affinités pour les


▼ *A gauche,* cornée de lapin : *cellule épithéliale à cytoplasme rempli de corpuscules élémentaires de* vaccine *(d'après Winkle). A droite, préparation histologique de* corne d'Ammon *d'un chien mort de la rage ; 1, corpuscule de Negri dans une cellule ganglionnaire ; 2, corpuscule de Negri libre ; 3, résidus de corpuscules de Negri ; 4, artère sectionnée (d'après Winkle).*



M. Pitzurra


M. Pitzurra


M. Pitzurra

◀ *A gauche, culture primaire de rein de singe, inoculée depuis 3 jours avec du* virus Polio ; *les cellules présentent l'effet cytopathique caractéristique des Entérovirus. A droite, culture* in vitro, *primaire, de cellules épithéliales de rein de singe, après 10 jours d'incubation (coloration à l'hémalun-éosine ; × 150) [d'après Lépine].*

colorants acides, comme la fuchsine et l'éosine. En utilisant pour la préparation des fixatifs légèrement alcalins (comme l'acide osmique), ils sont colorés très faiblement ; par contre, avec des fixatifs acides comme le liquide de Carnoy, les corps inclus se rétractent, se colorent très intensément et il apparaît autour d'eux un halo clair typique. Ils peuvent se trouver, selon les virus qui les causent, dans le cytoplasme ou dans le noyau de la cellule.

Des savants italiens ont apporté une contribution fondamentale, et toujours valable, à l'étude des corps d'inclusion intracytoplasmiques. En 1869, Rivolta observa ce type d'inclusions dans des cellules de poulets atteints du virus de l'exanthème (épithéliome contagieux) des Oiseaux ; en 1892, Guarnieri décrivit les inclusions cytoplasmiques typiques à la suite de l'infection par le virus du cow-pox et le virus de la variole humaine ; en 1903, Negri découvrit ces inclusions dans le cytoplasme des cellules du système nerveux central de chiens atteints du virus de la rage. Aujourd'hui encore, les corpuscules de Guarnieri et les corpuscules de Negri sont deux des signes pathognomoniques que l'on observe dans les cellules infectées lors du diagnostic histologique de la variole et de la rage. Borrel, en France, a longuement étudié ces inclusions au début du siècle.

D'autres virus provoquent l'apparition de corps d'inclusion dans le noyau : il s'agit notamment des virus herpétiques dans les épithéliums, du virus de la pseudo-rage, ou maladie d'Aujeszky, dans le système nerveux central, et du virus de la fièvre jaune dans le foie. L'interprétation exacte de ces formations n'a pas encore été donnée ; elle est particulièrement difficile du fait que leur comportement varie selon le virus en cause. En certains cas, elles sont directement en rapport avec le développement du virus : par exemple, dans les infections par le virus du *molluscum contagiosum,* ou acné varioliforme (chez l'homme), les corps d'Henderson-Patterson, intracytoplasmiques, sont constitués par des masses de particules virales complexes. Dans les infections par le virus de l'herpès, au contraire, la multiplication des particules virales dans le noyau est réalisée avant l'apparition des inclusions éosinophiles typiques, qui sont donc de véritables résidus de la maturation du virus, Les virus des Insectes du groupe des polyédroses et des granuloses ont un aspect particulier : ils sont totalement entourés par des inclusions protidiques, parfois de grandes dimensions, et de structure caractéristique ; on n'en connaît pas avec certitude la signification : il s'agit vraisemblablement d'une réaction à la cellule pour endiguer la multiplication des virions.

Action cytopathique

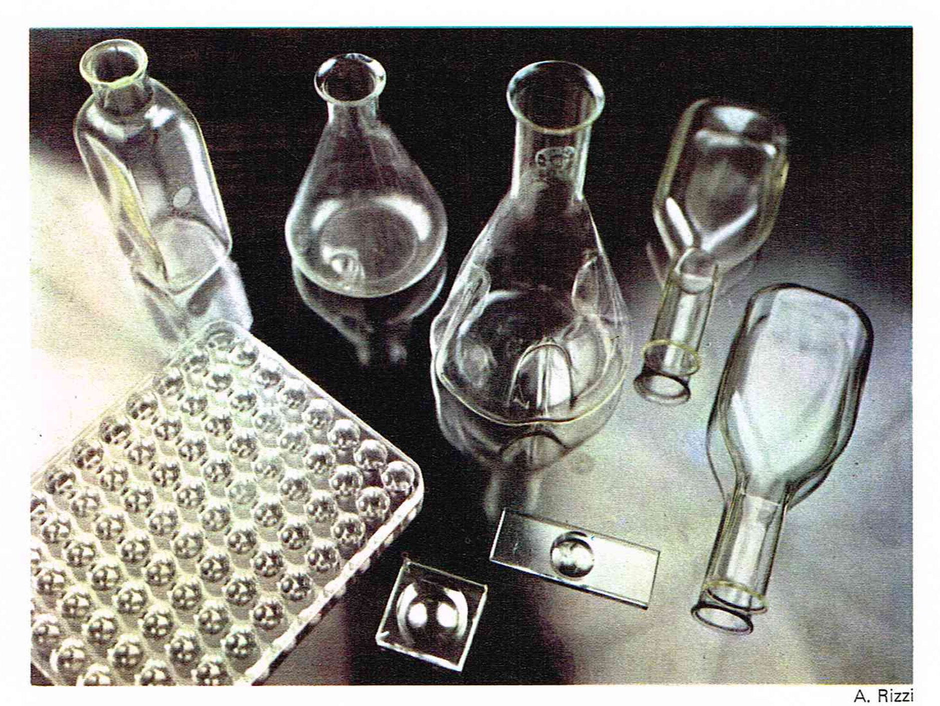
On appelle action cytopathique l'apparition d'un état pathologique cellulaire faisant suite à la multiplication d'un virus. Cette action se manifeste de différentes façons, plus ou moins rapidement et plus ou moins gravement, et aboutit à la mort de la cellule. Pour certains virus, elle a un aspect très caractéristique, qui en permet la reconnaissance et l'identification.

L'action cytopathique par des virus Polio est un exemple typique de lyse cellulaire complète à marche rapide. Deux heures après le début de la contagion, apparaît, dans la cellule sensible examinée *in vitro* en couche monocellulaire, une contraction initiale du noyau (pycnose), suivie par la fragmentation de celui-ci (caryorexie ou caryorrhexie) : toute la cellule se contracte en devenant sphérique. Au bout de 12 heures, on observe la rupture de la membrane cytoplasmique, la dissolution (lyse) complète de la cellule, et la libération des particules virales de néoformation. Ces phénomènes sont particulièrement évidents dans le cas de cellules sensibles en culture ayant été infectées *in vitro*.

L'action cytopathique n'aboutit pas toujours à une lyse cellulaire aussi complète et immédiate. Certains virus *(syncytiogènes)* provoquent la disparition des membranes cytoplasmiques de cellules adjacentes, en déterminant la formation de syncytiums (ensembles de nombreux noyaux dans une masse unique de cytoplasme).

Dans d'autres cas, il se forme, dans le cytoplasme, de nombreuses vacuoles, d'aspect écumant (virus *spumogènes*, ou vacuolants, des singes). Les virus *cytomégaliques* provoquent la production de grosses masses cytoplasmiques et nucléaires. De toute façon, la cellule finit par succomber. Les virus *tumorigènes* exercent leur action en stimulant une multiplication illimitée de la cellule. Rappelons, à ce sujet, un caractère tout à fait particulier de l'activité des virus sur des cellules spéciales, les globules rouges du sang. Certains virus animaux, au contact des hématies, en provoquent l'agglutination, c'est-à-dire qu'ils font coller les hématies les unes aux autres (virus hémagglutinants). Cela semble dû à des substances protidiques particulières de la capside virale (hémagglutinines). La présence de ces composés permet donc de reconnaître et d'étudier facilement certains virus.

Cependant, il n'est pas obligatoire que la cellule soit lésée ni qu'elle meure. Dans de très nombreux cas, l'infection par des virus passe morphologiquement inaperçue, et la cellule hôte ne manifeste d'aucune façon que ce soit la présence du parasite : c'est ce qu'on appelle l'*infection latente*. Parfois, le virus peut être mis en évidence,



A. Rizzi

▲ *Divers récipients et supports en verre utilisés pour les cultures de tissus : vitrines en goutte pendante, flacons en T, bouteilles d'Erlenmayer, etc.*

alors que d'autres fois, il n'est plus reconnaissable (virus occulto-provirus). La fusion entre le virus et la cellule peut avoir lieu lors de l'insertion du génome viral dans le génome cellulaire, avec apparition de véritables mutations chez l'hôte. Ces phénomènes sont fréquents pour les bactériophages et les virus oncogènes à ADN. L'infection virale latente est très répandue ; chez les Insectes, elle frappe des populations entières d'une même espèce.

C. et A. Russo

▲▶ *Ci-dessus,* appareil à tubes tournants : *le liquide contenant des cellules en suspension est introduit dans les tubes de culture ; ceux-ci étant enfilés dans les tambours, la rotation assure les échanges nutritifs et gazeux des cellules. Un seul rein de singe peut fournir plusieurs milliers de tubes de culture (d'après Lépine). Ci-contre une des phases de préparation de culture de tissu : ici,* trypsination *d'un fragment d'organe prélevé.*

La culture des virus

L'une des conditions essentielles pour l'étude des micro-organismes est l'obtention de cultures pures d'où soit exclue la présence de tout microbe excepté celui que l'on étudie.

En virologie, on arrive à ce résultat en utilisant obligatoirement des organismes, des tissus ou encore des cellules vivants. Or, il s'agit là de substratums qu'il est difficile de contrôler totalement ; en outre, il faut que le système cellulaire choisi permette le développement du virus : il existe en effet une spécificité d'interaction entre les virus et les cellules, pour laquelle chaque particule virale se développe uniquement ou de préférence dans des cellules d'une espèce déterminée ou d'un tissu donné.

On a réussi à obtenir des cultures pures, dont le binôme virus-cellule est bien contrôlé, avec des résultats rigoureusement reproductibles, dans les domaines des bactériophages et des virus humains ou animaux. Nous traiterons en particulier des techniques spéciales de culture sur ces derniers, qui sont utilisées expérimentalement pour les virus des plantes et des Insectes.

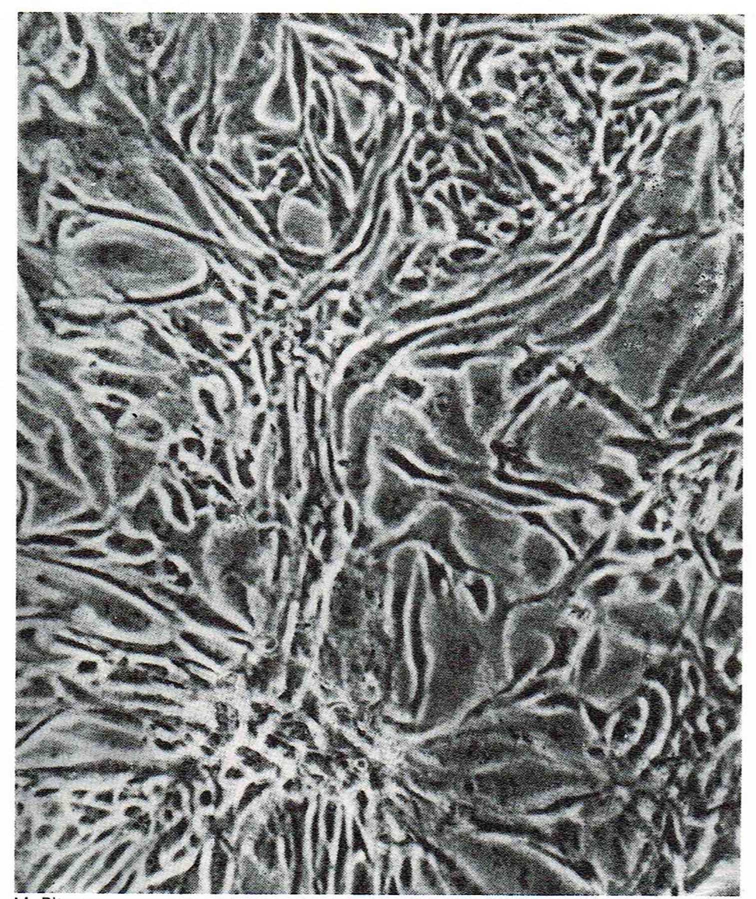
Culture de virus in vitro *sur couches monocellullaires*

En 1949, Enders, Weller et Robins ont utilisé des cellules cultivées *in vitro* pour la multiplication du Poliovirus à l'aide de fragments de reins et de testicules, et en ayant recours à des procédés déjà mis au point par Alexis Carrel au début du siècle. Cette méthode ayant permis d'obtenir d'importants résultats, les techniques furent progressivement améliorées. En 1950, Morgan, Morton et Parker mettaient au point le premier milieu de culture liquide semi-synthétique (le milieu « 199 »). En 1952, Dulbecco utilisa la trypsination des tissus destinés à donner des cultures de cellules isolées. L'usage des antibiotiques a grandement facilité la réalisation de ce type de cultures, qui est utilisé depuis dans tous les laboratoires de virologie.

Le procédé de préparation des cultures de cellules destinées à recevoir des ensemencements de virus est assez simple, bien que délicat ; il est réalisé avec une asepsie totale. En hachant en morceaux d'une taille maximale de 1 mm des organes ou des tissus humains ou animaux, et en utilisant une enzyme protéolytique (la trypsine), on obtient la libération de paquets formés d'amas de cellules constitutives. Cette opération est réalisée en immergeant les fragments de tissu dans une solution de trypsine à 0,25 % tamponnée à pH 7,2, à la température de 37 °C, et continuellement agitée ; au bout d'une ou plusieurs heures, les cellules en suspension deviennent très concentrées. Le matériel est alors recueilli, centrifugé et décanté ; le sédiment, constitué par les cellules, est remis en suspension dans un milieu de culture, jusqu'à obtention d'une concentration d'environ 80 000 cellules par millilitre, et introduit dans des récipients de culture



P. Castano



M. Pitzurra

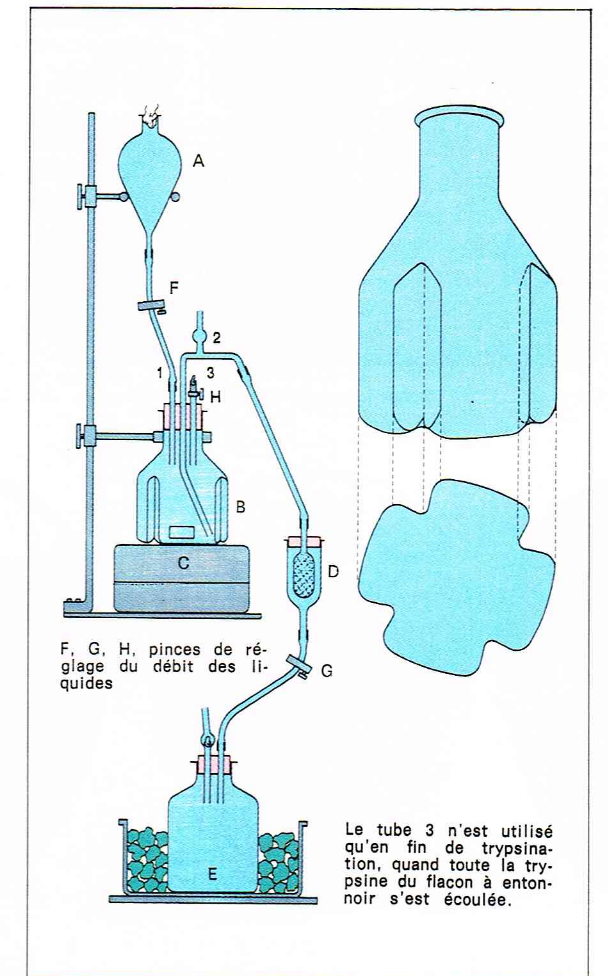


M. Pitzurra

(en verre ou en matière plastique, et de différentes formes, fioles coniques, tubes ou boîtes de Pétri). Puis, les récipients remplis sont mis à l'étuve à 37 °C, en vue de la multiplication des cellules, avec ou sans agitation continuelle. Au bout de quelques minutes d'incubation, les éléments cellulaires en suspension se déposent et adhèrent fermement aux surfaces internes des récipients; 24 heures plus tard, l'activité de multiplication commence (il se produit en moyenne une caryocinèse par jour). Après 3 à 4 jours d'incubation, se forme un tapis cellulaire continu, sorte de voile très fin constitué par une unique couche de cellules, qui adhèrent les unes aux autres.

On obtient pratiquement des cultures de deux types cellulaires : des couches monocellulaires à cellules épithéliales d'une part, et à cellules fibroblastiques d'autre part, selon le tissu d'origine. L'aspect des cultures est très varié. Dans des conditions de stérilité absolue, celles-ci conservent de nombreux caractères de l'organe et de l'espèce animale d'origine. L'observation au microscope est possible, même sous faible grossissement : la paroi du récipient et le milieu de culture sont transparents et ne font pas obstacle à l'observation. Il est donc très facile de contrôler périodiquement l'état de la culture. Tous les deux ou trois jours, il convient de changer le milieu de culture, épuisé par suite de la consommation des substances nutritives qu'il contient ou rendu toxique par des déchets du métabolisme cellulaire. Au bout d'une ou deux semaines, le tapis cellulaire peut être détaché du récipient (en utilisant de la trypsine ou du versene) ; après centrifugation, les cellules, mises en suspension dans un nouveau milieu de culture, peuvent être placées dans d'autres récipients; le nombre des cellules augmente : en une semaine, un flacon donne quatre autres flacons, après encore une semaine, ceux-ci en donnent à leur tour seize, et ainsi de suite.

Les cultures faites directement à partir de cellules provenant d'un organe ou d'un tissu humain ou animal sont appelées des *cultures primaires;* les suivantes sont nommées *cultures secondaires* quand il y a passage d'un flacon à d'autres. Habituellement, les cultures primaires peuvent vivre jusqu'à un peu plus d'un mois; les cultures secondaires dépérissent au bout d'un à six mois, et la culture est perdue. Dans certains cas, les



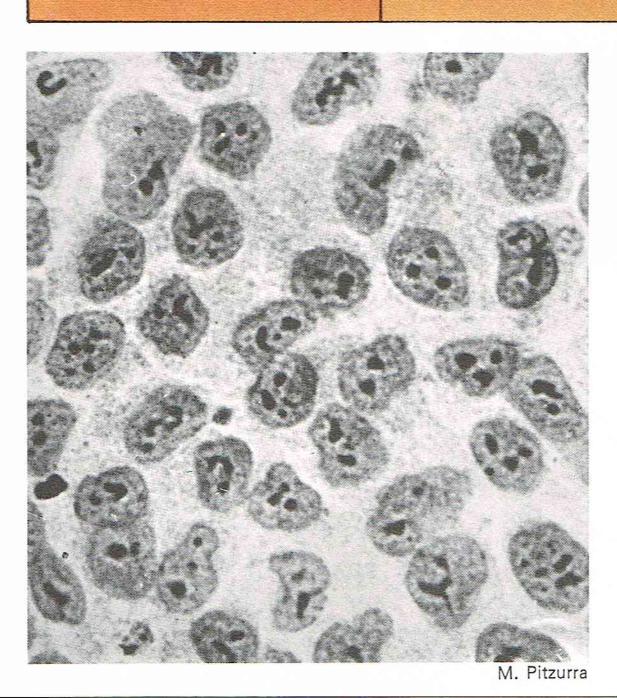
I.G.D.A.

▲ ***A gauche, culture confluente de cellules épithéliales de rein de singe, en tapis* monocellulaire. *Aspect caractéristique du type de cellules les plus utilisées pour l'isolement de virus des animaux (× 80).***
A droite, aspect typique d'une* cellule fibroblastique : *culture d'amygdale humaine, au 18ᵉ jour d'incubation; on observera l'abondante prolifération des fibroblastes (d'après Lépine).

◀ ***Schéma de* l'appareil *servant à la* trypsination : *la trypsine descend d'un flacon à entonnoir (A), par le tube 1, goutte à goutte, dans le vase à trypsination (B), dans lequel sont contenus les fragments de tissu; un agitateur magnétique (actionné par l'appareil C) mélange continuellement les fragments baignant dans la trypsine. Au fur et à mesure que les cellules se détachent, elles passent par le trop-plein, dans le tube 2 qui les amène au filtre D, lequel retient les plus gros morceaux. Les cellules isolées sont enfin recueillies dans le récipient, plongé dans la glace en fusion. A côté, détails du flacon de trypsination avec ses sillons verticaux favorisant la formation de tourbillons (d'après Lépine).***

▶ *Tableau 5 : liste de quelques systèmes cellulaires.*

Tableau 5 Liste de quelques lignées cellulaires stabilisées			
Indication de la souche	Provenance	Auteur	Année d'isolement
L	Fibroblastes de souris C_3H	Earle	1943
Hela	Carcinome humain	Gey	1951
Conjonctive de Chang	Conjonctive humaine	Chang	1954
KB	Carcinome humain	Eagle	1955
Detroit 6	Moelle osseuse humaine	Berman	1955
MCN	Moelle osseuse humaine	Mc-Culloch	1955
DMB	Moelle osseuse humaine	Jordan	1956



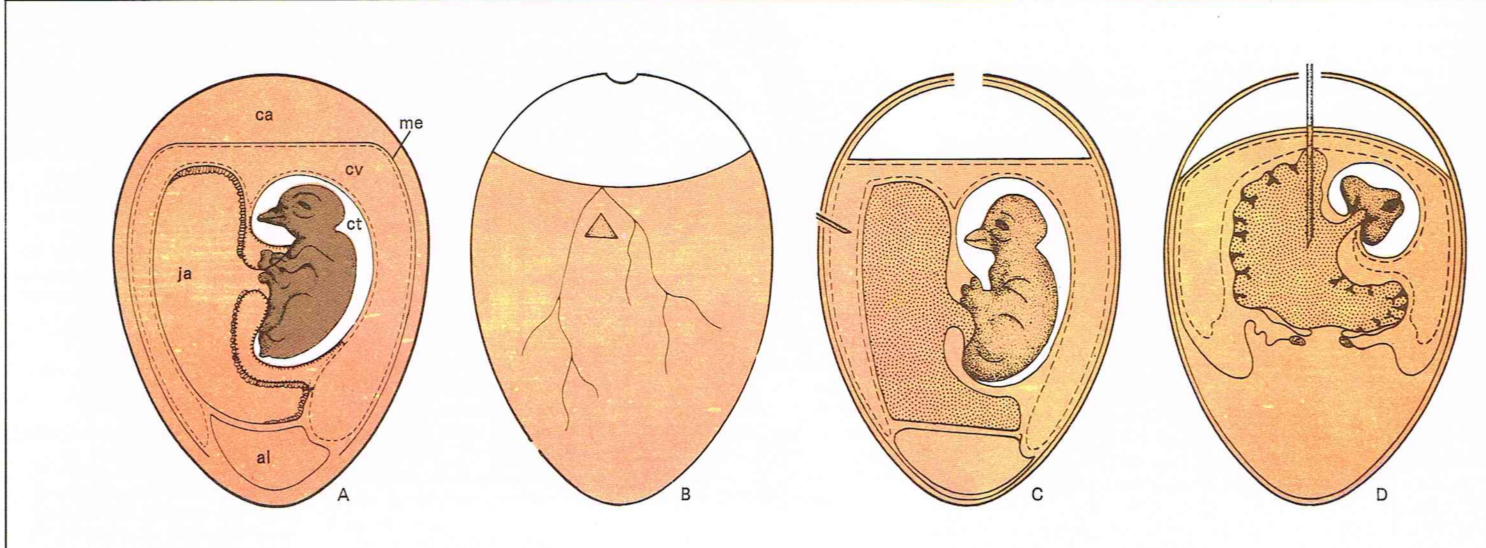
M. Pitzurra

▶ **Cellules KB** *non infectées, en couche monocellulaire continue (coloration à l'éosine ; × 200)* [*d'après Lépine*].

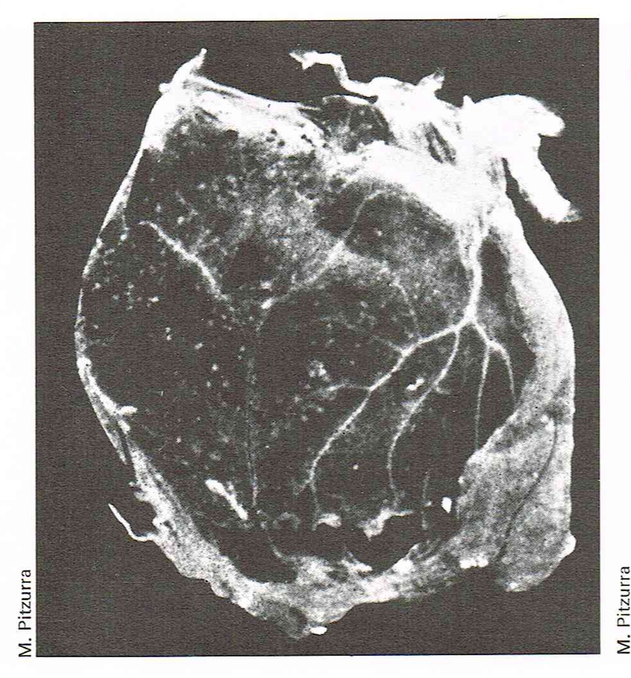
▼ *Ci-dessous et page ci-contre, principes de culture dans un œuf embryonné de poule. A, coupe schématique d'un œuf embryonné de poule à 12 jours d'incubation : me, membrane chorio-allantoïdienne ; ca, chambre à air ou pneumatique ; cv, cavité allantoïdienne ; ct, cavité amniotique ; ja, jaune ; al, albumen. De B à D, inoculation dans des œufs embryonnés de poule : B, entaille dans la coquille pour l'inoculation dans la cavité allantoïdienne ; C, inoculation dans la cavité allantoïdienne ; D, inoculation dans le jaune. E à H, autres types d'inoculations : E, sur la membrane chorio-allantoïdienne ; F, entaille dans la coquille pour l'inoculation sur la membrane chorio-allantoïdienne ; G, entaille dans la coquille pour l'inoculation dans la cavité amniotique ; H, inoculation dans la cavité amniotique (d'après Winkle).*

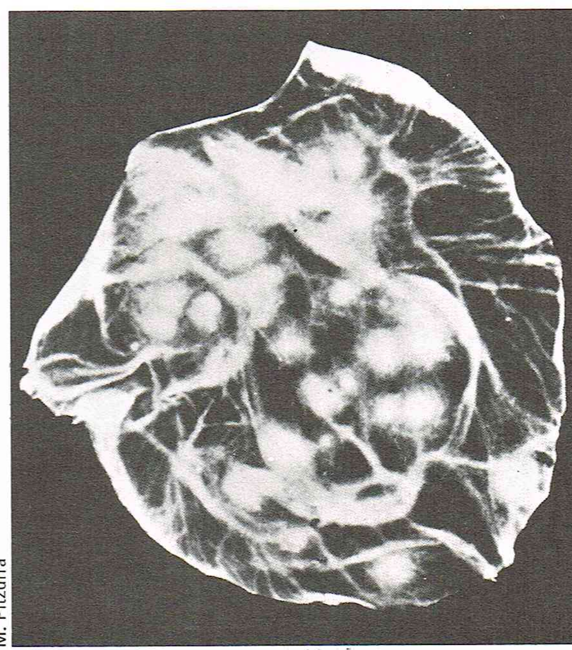
cellules s'adaptent à la multiplication *in vitro* et peuvent être maintenues en vie indéfiniment par des transplantations hebdomadaires : on parle alors de *cultures stabilisées*. Le nombre de lignées cellulaires stabilisées, humaines et animales, à partir de reins, de moelle osseuse, d'épithéliums, est très grand. Les cellules Hela (des initiales d'une malade, Helen Lane), provenant d'un carcinome du col de l'utérus, stabilisées *in vitro* par Gey en 1953, sont encore utilisées aujourd'hui dans tous les laboratoires de virologie. Les cellules KB, provenant d'un carcinome épidermique humain, ont été stabilisées par Eagle en 1955.

La culture en couches monocellulaires constitue un milieu idéal pour la multiplication des virus. On peut y suivre les effets cytopathiques, les cellules pouvant être fixées et colorées par des artifices spéciaux. On peut même compter les unités virales et en suivre le comportement dans les conditions expérimentales les plus diverses. Le virus, en se multipliant dans les cellules, passe dans le liquide nutritif, et donne des suspensions assez concentrées, qui peuvent être ensuite purifiées par l'ultracentrifugation ou la séparation chromatographique. Naturellement, le tout est effectué de façon rigoureusement stérile. Malheureusement, tous les virus des animaux ne peuvent croître dans des cellules cultivées. Le virologue est alors obligé d'employer d'autres systèmes cellulaires (tableau 5).



I.G.D.A.





◀ *A gauche, aspect de la* **membrane chorio-allantoïdienne** *de poulet après inoculation du virus de la* **variole humaine**, *au 3e jour d'incubation ; on observera les petites pustules, non confluentes, et l'absence d'œdème.*
A droite, **membrane chorio-allantoïdienne** *d'œuf embryonné de poule, après inoculation avec le virus de la* **vaccine** *au 3e jour d'incubation ; on observera les grosses pustules, œdémateuses et confluentes (d'après Lépine).*

Cultures dans des œufs embryonnés de poule

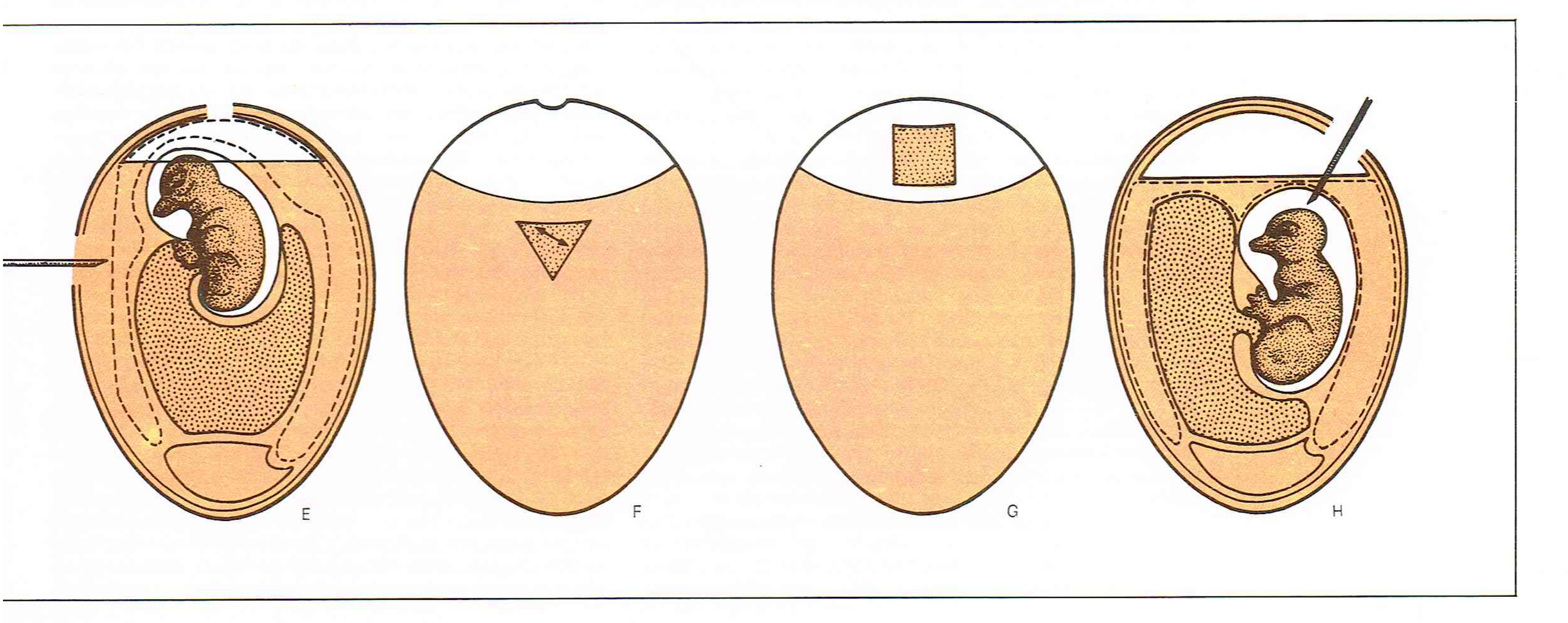
Les œufs embryonnés de poule constituent un substrat cellulaire précieux pour l'isolement et l'étude de certains virus de l'homme et des animaux, et sont, de ce point de vue, aussi utiles que les cultures cellulaires : en effet, ils fournissent également des tissus vivants, de différentes natures (épithéliales ou fibroblastiques), inclus dans un récipient parfaitement étanche (la coquille), stériles, faciles à manipuler et de faible coût. Utilisés pour la première fois par Levaditi en microbiologie, pour des essais de culture de spirochètes, ils ont été employés en virologie par Woodruf et Goodpasture à partir de 1931, pour l'étude du virus de la variole aviaire et des pox-virus. Par la suite, Burnet étudia systématiquement les possibilités offertes par ce précieux instrument de travail et en généralisa l'emploi, notamment dans la culture et l'étude des myxovirus (grippe, oreillons).

D'utilisation plus simple que l'animal vivant, les œufs embryonnés offrent l'avantage de présenter les cellules dans un milieu bien mieux équilibré que celui des milieux artificiels de culture ; les possibilités sont identiques à celles qu'offrent ces derniers. Le matériau contenant le virus peut être ensemencé de différentes façons : dans la membrane chorio-allantoïdienne, dans la cavité amniotique, dans la cavité allantoïdienne, dans le sac vitellin, dans le corps de l'embryon, et même par voie intraveineuse.

On se sert d'œufs fécondés à divers stades d'incubation, portant des embryons de 9 à 14 jours, selon les virus à multiplier. La multiplication des particules virales dans les annexes embryonnaires ou dans les tissus de l'embryon lui-même détermine diverses lésions, parfois caractéristiques : l'embryon devient malade et succombe. Les liquides tirés de la cavité amniotique et de la cavité allantoïdienne contiennent des unités virales néoformées à un titre élevé et constituent un précieux matériel de recherche. C'est surtout dans le domaine des virus de la grippe que les œufs embryonnés de poule sont le plus précieux.

Cultures in vivo

Dans de nombreux cas, le virologue est obligé de se servir de l'hôte naturel et habituel des virus pour étudier ceux-ci. Tel est le cas, pour des raisons évidentes, des bactériophages. Il en va de même pour les virus des végétaux et des Insectes (quoiqu'on ait réussi récemment à introduire les cultures *in vitro* tirées respectivement de plantes et d'Insectes). Pour les virus des Vertébrés, il est parfois impossible d'opérer autrement que sur l'animal vivant. C'est surtout le cas dans le domaine des virus tumorigènes, en particulier de ceux qui provoquent les leucémies des souris et qui sont réfractaires à la culture. Évidemment l'hôte habituel est totalement exclu dans le cas de l'expérimentation des virus humains. Toutefois, on



a pu, en se servant de l'homme comme support de propagation, obtenir quelques résultats, par exemple, pour le virus du rhume banal et les virus de l'hépatite virale : mais ces applications, déontologiquement délicates, sont des plus limitées.

Aujourd'hui encore, l'expérimentation *in vivo* chez les animaux est contrariée par toutes sortes d'inconvénients. Il est pratiquement très difficile, sinon impossible, d'obtenir des cultures pures : tout animal héberge effectivement une quantité considérable d'autres micro-organismes que celui que l'on étudie, et leur présence interfère de mille façons dans les expériences. Les comptages *in vivo* sont toujours entachés d'erreurs, fréquemment grossières. Le temps, l'espace, et les dépenses nécessaires (notamment dans les expériences sur des singes), même quand on se sert de petits animaux, ralentissent beaucoup les travaux. C'est pour cela que la virologie n'a accompli de progrès décisifs dans le domaine des virus des Vertébrés que lors de la mise au point de l'emploi de systèmes cellulaires certainement stériles et de maniement facile, à savoir les cultures *in vitro* et sur des œufs embryonnés de poule. On a recours à la croissance virale dans les divers systèmes cellulaires que nous avons décrits (*in vitro* chez l'embryon de poulet, et *in vivo*) pour des motifs spéculatifs, scientifiques et pratiques.

En résumé, l'utilisation de systèmes cellulaires réceptifs est indispensable pour les travaux suivants :

- l'isolement de virus provenant d'organismes malades, d'organismes sains et du milieu ambiant;
- le diagnostic de détermination des virus isolés, et certains examens sérologiques;
- le titrage des suspensions virales;
- l'évaluation du degré de virulence des souches de virus;
- l'étude des inhibiteurs viraux;
- l'étude des rapports entre les virus et les cellules, des points de vue les plus divers;
- l'étude des courbes de croissance et des caractères biologiques des virus;
- la préparation de vaccins.

Isolement et identification des virus

Isolement des virus

C'est surtout dans le domaine des virus des Vertébrés que l'emploi des cultures cellulaires en couches monocellulaires a facilité l'isolement en culture pure d'un grand nombre d'agents viraux, pathogènes ou non, dont le nombre augmente sans cesse. Les matériaux à partir desquels cet isolement est possible sont nombreux : excreta (fèces et urines), sécrétions (mucus, salive), autres liquides organiques (liquide céphalorachidien, sang), exsudats, tissus. Les recherches épidémiologiques sont également utiles pour les échantillons du milieu environnant (eaux de surface, eaux usées, sol).

Il faut tout d'abord sélectionner et préparer les cellules les plus favorables au développement du virus étudié. Les substrats cellulaires le mieux adaptés pour l'isolement des virus humains sont constitués par des cultures de cellules humaines (les primaires à partir d'annexes embryonnaires, continues à partir de cellules Hela ou KB), ou de cultures de cellules de reins de singes (en culture primaire).

L'inoculation du matériel étudié au système choisi suppose un traitement préliminaire de l'échantillon.

- Il est nécessaire d'obtenir une suspension du matériel en solution physiologique à un pH légèrement alcalin (ce point est important pour des substrats solides ou semi-solides). Les éventuelles cellules présentes doivent être brisées par des congélations et des décongélations rapides (passages de — 30 °C à + 30 °C) : les membranes cellulaires disparaissent alors, libérant les virus qu'elles renfermaient. La suspension doit être convenablement diluée, de manière que les caractéristiques du milieu de culture cellulaire ne soient pas altérées (par suite de modifications du pH ou de l'équilibre osmotique, ou encore du fait de l'adjonction de substances toxiques de différentes natures, qui sont aspécifiquement pathogènes pour les cellules).

Ensuite, il faut éliminer aussi complètement que possible tous les corpuscules non viraux (en particulier les Bactéries, les Micromycètes, les fragments de cellules et toutes les matières étrangères). On opère généralement par centrifugation à vitesse moyenne ou faible. Toutes les matières indésirables sédimentent; quant aux virus, beaucoup plus légers, ils sont recueillis dans la partie surnageante.

- Puis on procède à une bactériostatisation de la suspension par l'adjonction de pénicilline et de streptomycine (antibiotiques inactifs vis-à-vis des virus). La présence de cellules bactériennes actives, même en petit nombre (non sédimentées à la suite de la centrifugation), rendrait vain tout essai de culture des virus, étant donné que dans les milieux de cultures, très riches en substances nutritives, on observe une rapide multiplication microbienne qui détruit le tapis cellulaire.

Après ces opérations, on obtient un liquide limpide et débarrassé des Bactéries, qui est inoculé de façon stérile dans les récipients à couches monocellulaires, au volume approprié. Pour arrêter l'activité multiplicatrice dans les cellules, afin de ne pas gêner la croissance des virus, le milieu normal de croissance des cellules contenant du sérum à haute concentration (10 %) est remplacé par un milieu de culture d'entretien, à moindre concentration de sérum (2 à 3 %). Les cultures ensemencées sont mises en étuve à 37 °C, et l'on examine périodiquement au microscope l'état du tapis cellulaire. La multiplication virale est signalée par l'apparition de l'effet cytopathique. La lésion cellulaire peut, selon les cas, apparaître assez rapidement (au bout d'un ou deux jours d'incubation) ou bien après des semaines. Le développement des virus non cytopathogènes est suivi par des méthodes particulières (hémadsorption, résistance cellulaire à l'inoculation d'un virus connu). Lorsque la destruction cellulaire est totale, le liquide de culture (chargé de virions néoformés) est conservé à basse température (de — 30 °C à — 70 °C), jusqu'au moment de son utilisation ultérieure. Quand la période d'observation de la culture se prolonge, il faut périodiquement renouveler les liquides nutritifs, qui sont épuisés par l'activité vitale des cellules.

Les opérations sont à peu près les mêmes avec les différents substrats cellulaires : Bactéries, végétaux, Insectes, embryons ou animaux. Les nécessités de la recherche conditionnent, selon les cas, l'inoculation, la récolte et l'utilisation du matériel, dès que le virus, en se multipliant, a produit les manifestations attendues.

Identification des virus

Il ne suffit pas de constater que, dans un substrat donné, existe un micro-organisme présentant les caractères généraux des virus. Il est nécessaire de compléter l'observation par l'identification de l'agent isolé.

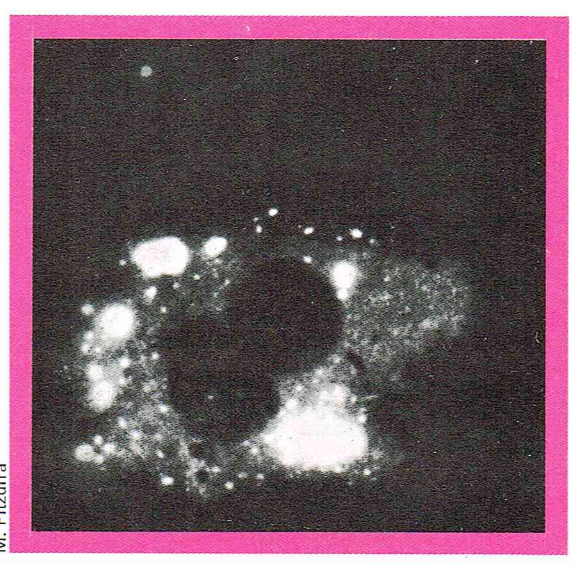
Certaines des observations effectuées au cours de l'isolement sur des cellules donnent déjà des indications à cet égard : le type de cellules ayant permis le développement du virus est un important élément diagnostic. Lors des essais sur des organismes entiers ou sur des embryons, les lésions provoquées dans les divers tissus et organes ont également beaucoup d'importance. D'autres éléments de diagnostic fondamentaux sont les lésions provoquées au niveau cellulaire : le siège et l'aspect des inclusions cellulaires, ainsi que l'action cytopathique (qu'on peut surtout observer sur les couches monocellulaires). Mentionnons encore la capacité éventuelle d'agglutiner les hématies de différentes espèces animales.

Cependant, la détermination des virus se fait essentiellement par des recherches immunologiques, assez semblables à celles qui sont effectuées dans les autres domaines de la microbiologie. Ces essais sont fondés sur le fait que les constituants protidiques de la capside et du péplos ont une composition chimique différente selon les virus. Il serait bien trop difficile de déterminer ces différences par la chimie analytique, même en ayant recours à ses méthodes les plus fines; il est également tout à fait exclu d'appliquer les analyses chimiques dans la pratique courante en laboratoire de virologie.

L'immunologie permet de surmonter les difficultés, grâce à des méthodes dont la mise en œuvre est parfois fort simple, et qui sont sensibles à de minimes variations de la structure protidique, quand les différences sont liées à des groupes chimiques de peu d'importance, comme un oxhydrile (— OH), un carboxyle (COOH) ou un groupement azoté (NO_2). La sensibilité des méthodes immunologiques est telle que l'on peut différencier et déterminer même les composés *stéréo-isomères* (c'est-à-



M. Pitzurra



M. Pitzurra

◀ *A gauche,* **virus de la rage,** ***fixe, isolé chez le rat, inoculé dans les cellules hyalines, fixées au 6ᵉ jour suivant l'infection : toutes les cellules présentent des antigènes spécifiques dans le cytoplasme (observation en immunofluorescence; fixation à l'acétone refroidi et coloration, après dessiccation par le cyanate de fluorescéine). On observe dans les cellules une fluorescence dans le cytoplasme, aux points de fixation des anticorps spécifiques sur le virus, anticorps marqués par le colorant fluorescent (× 300). A droite : détail (d'après Lépine).***

dire à structures chimiques identiques, mais à dispositions spatiales des atomes différentes). Chez un même groupe de virus, il est aussi possible de différencier des types viraux à caractères généraux identiques à ceux du groupe, mais présentant des caractères immunologiques particuliers (les *sérotypes*). Ainsi, parmi les Poliovirus, par exemple, on reconnaît trois sérotypes : les Polio I, Polio II, et Polio III. Le principe général sur lequel sont fondées les méthodes immunologiques est la reconnaissance des réactions entre un antigène et un anticorps; nous en donnons ici un bref rappel, nécessaire à la bonne compréhension de la suite.

Si l'on inocule par voie sous-cutanée, chez trois lapins, trois protéines différentes, hétérologues (c'est-à-dire provenant de trois animaux d'espèces différentes), à savoir des globulines de mouton, de rat et de cobaye, soit trois antigènes, les trois lapins réagiront en produisant des molécules protidiques antagonistes; celles-ci apparaîtront dans le sérum sanguin et seront capables de se fixer spécifiquement, pour le modifier ou le neutraliser, sur l'antigène correspondant qui en a provoqué l'apparition; ce sont les anticorps. Il s'agit là d'une des façons dont les organismes se défendent contre les substances étrangères et les infections : ces réactions sont à l'origine de l'immunité humorale. Il existe des cellules spécialisées pour la production des anticorps, dans la rate et dans les tissus lymphatiques (ganglions, amygdales, thymus) de tous les animaux (cellules plasmatiques). L'union de l'antigène et de l'anticorps, qui est spécifique à la manière de la correspondance d'une clé et d'une serrure, peut être reproduite *in vitro* en dehors de l'organisme qui a produit un anticorps. Elle peut être mise en évidence par diverses méthodes. L'une des réactions les plus marquées est celle de la précipitation : les deux molécules (celle de l'antigène et celle de l'anticorps) se combinent et provoquent l'apparition d'un précipité (floculat), visible à l'œil nu. Étant donné que la réaction est rigoureusement spécifique et que l'anticorps produit ne peut provoquer une floculation qu'en présence de son antigène, on peut en déduire qu'en présence d'une réaction positive, il est possible d'identifier le terme inconnu puisqu'on connaît l'un des termes de la réaction.

Dans l'exemple cité, si l'on met dans trois tubes différents les sérums des trois lapins traités par les trois types de globulines, et si l'on ajoute aux trois tubes une protéine dont on ignore la nature, on peut observer deux phénomènes :

— il n'y a de réaction de précipitation dans aucun des trois tubes; par conséquent, ou la protéine n'est pas une globuline, ou, si elle l'est, elle n'appartient à aucune des trois espèces animales dont on a tiré les anticorps;

— il y a floculation dans l'un des trois tubes; on sait automatiquement qu'il s'agit d'une globuline, provenant d'une espèce animale qui correspond à l'anticorps avec lequel elle a réagi.

Les sérums contenant des anticorps sont appelés *sérums immunisants* ou *immunsérums*. Les trois sérums immunisants de l'exemple que nous avons choisi sont, respectivement, des immunsérums antiglobulines de mouton, de rat et de cobaye. Pour déterminer les virus, on a recours à des réactions de ce type avec des immunsérums obtenus en inoculant des virus connus à des cobayes ou à des lapins, dont on tire du sérum sanguin. Chaque virus pourra être reconnu en fonction de sa capacité de réaction de façon spécifique avec des immunsérums connus : les anticorps antiviraux, en se fixant sur le virion, en altèrent de différentes façons les propriétés. Ces altérations sont étudiées pratiquement pour en identifier la réaction.

La fixation des anticorps sur les virus vivants, capables de provoquer un effet cytopathique *in vitro* et *in vivo*, entraîne la neutralisation de la capacité pathogène *(réaction de neutralisation)*. Pour les virus à capacité hémagglutinante, le contact avec un sérum immunisant spécifique provoque la perte de la capacité d'agglutination des hématies *(réaction d'inhibition de l'hémagglutination)*. Chez de nombreux virus, il existe des structures antigènes pouvant produire le type particulier de réactions dites *réactions de fixation du complément*. Le procédé utilisé est fondé sur le même principe que la réaction de Wassermann, bien connue pour le diagnostic de la syphilis, mais on opère avec des volumes de réactifs réduits à des fractions de millilitre.

La fixation des molécules d'anticorps sur le virus, à l'intérieur de la cellule infectée, peut être observée au microscope, la molécule d'anticorps ayant été marquée préalablement à l'aide d'une substance fluorescente (méthode de l'immunofluorescence). En utilisant comme source lumineuse une lampe à vapeur de mercure, et grâce à des procédés techniques spéciaux, on peut voir les points fluorescents (c'est-à-dire les molécules) là où se trouve l'antigène viral correspondant, dans le cytoplasme ou le noyau de la cellule infectée.

On peut aboutir au même résultat en marquant les anticorps avec des atomes d'un métal lourd (du fer contenu dans la ferritine). Dans ce cas, on voit au microscope électronique les points de rencontre entre l'antigène et l'anticorps correspondant, qui se présentent sous forme de points noirs, signalant les atomes de fer, et qui sont opaques vis-à-vis du faisceau d'électrons.

Parmi ces réactions, les plus faciles à réaliser sont celles de l'inhibition de l'hémagglutination et de la fixation du complément. Les essais de neutralisation doivent être réalisés sur des cellules vivantes, avec des virus actifs, ce qui nécessite un laboratoire de virologie bien équipé. L'exécution des réactions par la méthode de l'immunofluorescence ou avec la ferritine au microscope électronique est plus délicate.

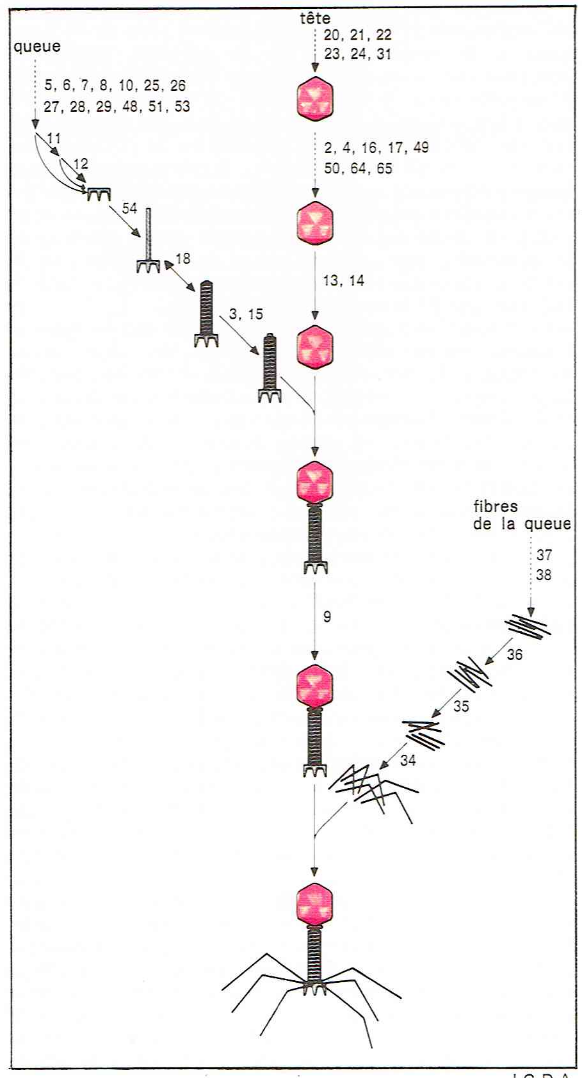
Les mêmes critères permettent de détecter les infections virales, chez l'homme et les animaux, même sans procéder à des essais d'isolement du virus, en étudiant indirectement dans le sérum sanguin l'apparition d'anticorps spécifiques, pouvant être attribués au responsable supposé de la maladie *(sérodiagnostic)*. On recueille le sérum à examiner (on ignore quel est le binôme antigène-anticorps) et l'on effectue des essais sur une cellule

(neutralisation) ou dans un tube (inhibition de l'hémagglutination ou fixation du complément), en introduisant dans le système un ou plusieurs virus connus : la réaction positive indique quel est le virus essayé pour lequel les anticorps du sérum examiné présentent une spécificité. Pour que la recherche soit valable, il faut que les essais soient effectués sur deux échantillons de sérum, prélevés à un intervalle de dix jours. La réaction positive a une signification nette quand, dans le second échantillon, la quantité d'anticorps a été multipliée au moins quatre fois, ce qui démontre que les anticorps observés ne sont pas le reliquat d'une infection ancienne.

La détermination des virus par des méthodes immunologiques sert également pour les bactériophages, ainsi que pour les virus des végétaux et des Insectes, mais jusqu'à présent on l'a employée surtout dans le domaine des virus des Vertébrés.

Méthodes de détermination quantitative en virologie

Léonard de Vinci disait qu'il n'est pas de science qui ne doive passer par des démonstrations mathématiques. La virologie n'échappe pas à cette règle générale des sciences : elle a commencé à enregistrer des progrès dans le domaine spéculatif, lorsque les phénomènes qui accompagnent la multiplication des virus ont été étudiés d'un point de vue quantitatif et avec des méthodes assez précises, c'est-à-dire à partir du moment où la quantité de matériel viral présente dans une suspension a pu être déterminée à un moment donné et à des moments successifs, dans les conditions expérimentales les plus diverses. Naturellement, comme il s'agit d'organismes fort petits, les causes d'erreurs sont très nombreuses. Compter les Bactéries n'est déjà pas facile, mais compter les virus l'est encore moins.



I.G.D.A.

▶ ***Schéma de la morphogenèse du bactériophage T_4 : ce schéma présente 3 branches principales, aboutissant séparément à la formation de la tête, de la queue et des fibres, qui se combinent ensuite pour donner le virus complet. Les nombres indiqués se réfèrent aux gènes mis en œuvre à chaque stade (d'après Wood et Edgar).***

L'unité de mesure employée en virologie peut être de deux types, l'un physique et l'autre biologique. L'unité physique est le virion, élément bien défini du point de vue physique. La détermination quantitative faisant référence au nombre de virions présents dans l'unité de volume d'un substrat déterminé peut être effectuée seulement par comptage direct au microscope électronique, mais n'a pas d'importance pratique. On a par contre systématiquement recours à l'évaluation de l'unité biologique. Celle-ci correspond à la quantité minimale de matériel contenant le virus encore susceptible de produire un effet biologique déterminé. Les deux types d'unités sont de grandeur différente, une unité biologique étant habituellement constituée de plusieurs unités physiques dont le nombre varie selon les virus.

L'unité biologique la plus immédiate est l'unité pathogène, qui est la plus petite quantité de matériel viral pouvant déterminer l'infection *in vivo*. Le procédé d'évaluation de cette unité est assez simple. On inocule des volumes connus de dilutions régulières de la suspension virale à des organismes réceptifs, en observant soigneusement les résultats. On dit que, dans la suspension étudiée, le nombre des unités pathogènes correspond à l'inverse de la *dilution maximale efficace*. Par exemple, quand une suspension de virus de la grippe peut infecter la souris jusqu'à la dilution de 10^{-7}, pour un volume de 0,1 ml, alors que la dilution à 10^{-8} inoculée en même quantité est inactive, on peut affirmer que 0,1 ml de la suspension de départ contient 10^7 unités pathogènes de virus de la grippe ; il y en aura 10^8 dans 1 ml. Les résultats ainsi obtenus sont d'autant plus proches de la réalité que le nombre d'animaux utilisés pour les essais est plus grand. En outre, l'application de formules pour le calcul statistique permet de réduire les causes d'erreurs.

Comme toute expérimentation *in vivo*, ce type de détermination quantitative est difficile à mettre en œuvre. Le procédé qui consiste à appliquer les mêmes critères, mais en substituant à l'animal une culture cellulaire, permet d'obtenir des mesures plus précises : il faut cependant que le virus puisse produire un net effet cytopathique. L'unité pathogène déterminée d'après des cultures de cellules est nommée T.C.I.D. (de l'anglais « tissue culture infecting dosis », ou « dose pathogène en culture de tissu »).

La meilleure méthode pour l'évaluation des unités pathogènes sur des cellules en culture est celle qui est utilisée pour les bactériophages et qui a été adaptée par Dulbecco aux virus de l'homme et des animaux provoquant des effets cytopathiques. Il s'agit du *comptage par plages*, grâce auquel la teneur en virus d'une suspension est exprimée en P.F.U. (de l'anglais « plaque forming units », ou « unités formant plages »). Le principe en est assez simple. Si l'on distribue uniformément, sur un tapis de cellules sensibles, une suspension de virus convenablement diluée, et si ensuite l'ensemble est fixé de manière à ne pas permettre aux virus en voie de multiplication de se déplacer, le tapis cellulaire sera détruit, par effet cytopathique, seulement aux endroits où le virus s'est fixé, selon le hasard de la distribution lors de l'ensemencement. Après quelques jours, si l'on colore les cellules de la fiole, on peut compter à l'œil nu les vides, ou plages, provoquées dans la culture par les unités virales pouvant déterminer une infection accompagnée d'un effet cytopathique destructif. Chaque centre de destruction cellulaire correspond à un centre d'infection. En comptant les plages et en calculant le facteur de dilution ainsi que la quantité de l'inoculum, on peut trouver de façon précise le nombre de P.F.U. de la suspension virale initiale.

Outre ces méthodes de détermination quantitative fondamentales, le virologue a d'autres possibilités à sa disposition. Par exemple, pour les virus hémagglutinants, il peut être commode de définir la concentration du virus en *unités hémagglutinantes ;* celles-ci correspondent à la plus petite quantité de virus capable de provoquer l'hémagglutination (toujours établie par la méthode des dilutions régulièrement progressives et en recherchant la dilution la plus élevée encore efficace).

Grâce aux méthodes dont nous avons parlé, on peut établir la courbe de croissance des virus dans un substrat cellulaire ; c'est là une acquisition fondamentale de l'étude des rapports entre les virus et les cellules.

Les inhibiteurs viraux

Les virus ne présentant pas un métabolisme propre ne sont pas attaqués par les produits tirés des antibiotiques ou de la chimie thérapeutique qui sont actifs vis-à-vis des Bactéries. D'autre part, comme ils se multiplient à l'intérieur des cellules, il est très difficile de mettre au point un produit agissant sur un virus et ne lésant pas en même temps la cellule. C'est pour cela que la thérapeutique des infections à virus est encore loin d'être résolue.

Dans le domaine des virus de l'homme et des animaux, on a réalisé de nombreuses recherches sur des composés antiviraux, dans l'espoir de passer de l'expérimentation à l'utilisation pratique. Le phénomène le plus intéressant est celui de l'*interférence*. Une cellule dans laquelle un virus se multiplie ne peut être infectée par un autre virus interférent. Cela est dû au fait que le premier virus stimule la production d'une protéine cellulaire, l'*interféron*, dont l'action se montre protectrice. Celui-ci, qui se forme également par stimulation par des virus inactivés, a une activité protectrice spécifique pour l'espèce animale à laquelle appartient la cellule qui l'a produit, mais une activité relativement aspécifique envers les virus. L'interféron produit à la suite d'une infection par le virus de la grippe serait donc aussi actif contre d'autres virus. Il est possible de préparer, à partir de cultures cellulaires *in vitro*, d'importantes quantités d'interféron pur. Malheureusement, les espérances suscitées par ce corps chimique se sont en grande partie évanouies : son action, qui provoque un blocage des processus de production des acides nucléiques viraux, s'est révélée très faible et de brève durée.

On a recherché en chimiothérapie des composés pouvant inhiber les processus de synthèse des composants viraux sans déterminer de lésions de la cellule. On en a trouvé beaucoup, comme la purine et la pyrimidine, qui empêchent la synthèse des ADN et des ARN viraux. Certains de ces composés ont permis de mettre au point de remarquables méthodes d'étude pour la détermination des modalités de maturation intracellulaire des virus.

Les virus à ARN sont bloqués par la fluoro-5-désoxyuridine, alors que l'iodo-5 désoxyuridine, ou I.U.D.R., s'est révélée capable d'inhiber la maturation des virus à ADN. Quant à la guanidine, elle inhibe de façon spécifique les petits virus à ARN des animaux (Picornavirus). L'emploi de ces composés en thérapeutique est très limité, notamment à cause de leur toxicité. Pour l'instant les seules possibilités valables en ce domaine sont les pratiques prophylactiques, à l'aide de vaccins à virus atténués ou inactivés.

Notions sur la génétique des virus

Nous avons vu que les virus ne se multiplient pas selon un processus classique de croissance et de division mais d'une manière très particulière : leurs parties constituantes, indépendamment les unes des autres, sont « imprimées » à l'intérieur de la cellule hôte, selon des modèles fournis par le virus, en des endroits distincts (noyau, mitochondries, ribosomes, membrane cytoplasmique). C'est seulement lorsque chaque partie est ainsi « imprimée » que le processus de maturation les fait se rassembler en un virion complet. Tous les éléments nécessaires (produits ou non à l'avance) sont fournis par la cellule hôte, sauf le moule originel représenté par le génome viral (c'est-à-dire la grosse molécule d'acide nucléique), qui dicte, en code, les informations que doivent effectuer les structures réalisant les synthèses protéiques.

Les règles générales de l'hérédité n'en sont pas moins valables pour les virus, qui, à cet égard, présentent deux phénomènes fondamentaux :

— la stabilité des caractères spécifiques de chaque individu ;

— l'apparition de variations héréditaires (mutations).

Des analyses génétiques et cytologiques ainsi que des analyses de cellules animales ou végétales ont montré que le fondement physique de ces deux phénomènes est le gène : celui-ci est le déterminant génétique qui contrôle les propriétés des organismes. On connaît maintenant fort bien les gènes : il s'agit de séquences de nucléotides contenus dans l'ADN, pouvant codifier une séquence déterminée d'acides aminés dans des polypeptides spécifiques. C'est de cette propriété des gènes que dérive la capacité spécifique de chaque cellule d'opérer la synthèse de protéines particulières.

Le contrôle chromosomique de l'hérédité a également lieu chez les virus, qui peuvent être assimilés à de petits morceaux de matériel génétique (l'acide nucléique) renfermés dans une enveloppe protidique permettant le transport d'une cellule à une autre. Le matériel génétique des virus est aussi le siège des deux phénomènes que nous avons signalés : les particules virales néoformées sont identiques aux particules virales mères, car elles ont la même garniture chromosomique. Un virion d'*Herpes vulgaris* donnera toujours des virions de la même nature.

En outre, les virus subissent des mutations : c'est ce phénomène qui les distingue des composés chimiques enzymatiques autocatalytiques. Le premier exemple de mutation provoquée chez un virus a été donné par Pasteur, quand il a transformé pour la vaccination le virus des rues de la rage en un virus fixe. Un exemple naturel de mutation spontanée est celui du virus de la grippe, dont il apparaît périodiquement de nouvelles variantes. Enfin, on peut provoquer d'innombrables mutations en laboratoire, soit par adaptation des virus à des hôtes non habituels, soit par l'emploi d'agents mutagènes physiques et chimiques. Chez les bactériophages, la marche de l'apparition de mutations dans des conditions expérimentales contrôlées a permis d'établir des *cartes chromosomiques*, avec localisation dans la molécule circulaire de l'acide nucléique des *loci* responsables de chacune des synthèses destinées à la maturation du virus.

L'étude des virus a apporté une contribution fondamentale à la génétique. La démonstration selon laquelle les acides nucléiques sont les médiateurs de l'information génétique a été établie par les expériences de Fränkel-Conrat sur le virus de la mosaïque du tabac. Le matériel génétique le mieux étudié à l'heure actuelle est constitué par les bactériophages d'*Escherichia coli* (en particulier le bactériophage T_4). Cela est dû au fait que la simplicité

I.G.D.A.

▲ **Carte génétique du bactériophage T_4.** ***On peut voir les positions relatives de plus de 75 gènes identifiés jusqu'à présent, en fonction des mutations : les segments noirs du cercle indiquent les gènes ayant une fonction morphogénétique ; les rectangles indiquent quels composants viraux sont observés en microscopie électronique d'après les photographies d'extraits de cellules bactériennes infectées par des mutants ne possédant pas le gène morphogénétique. Par exemple, l'absence des gènes 11 ou 12 provoque l'apparition de bactériophages complets mais fragiles. En d'autres cas, il manque la tête, ou des parties de la queue, ou encore l'enveloppe contractile (d'après Rapp et Melnick).***

TABLEAU 6. CLASSIFICATION DES VIRUS

ACIDE NUCLÉIQUE	SYMÉTRIE	ENVELOPPÉ OU NU	NOMBRE DE CAPSOMÈRES OU DIAMÈTRE DE L'HÉLICE	GROUPE	EXEMPLES
D	H	E	90-100 Å	POX	Vaccine - Variole - Nodule des trayeurs. Myxomatose - Fibrome de Shope.
	C	N	12	MICRO	Phage Phi. X. 174.
			32	PARVO	Virus K du rat.
			42		Virus des Insectes.
			72	PAPOVA	Polyome - SV 40 - Verrues humaines. Papillome de Shope.
			252	ADÉNO	Adénovirus de l'homme et des animaux.
		E	162	HERPÈS	Herpès simplex I et II - Varicelle - Zona - Virus EB du Burkitt - Virus B des singes.
	B	N		UROPHAGES	Série des Phages T - Phage Lambda.
R	H	N	100-130 Å 170-200 Å 250 Å	Virus des végétaux à symétrie H	Virus de la mosaïque du tabac.
		E	90 Å enveloppe sphérique	MYXO I	Grippe
			180 Å enveloppe sphérique	MYXO II	Parainfluenze - Oreillons - Rougeole.
			180 Å enveloppe en obus	RHABDO	Rage - Stomatite vésiculeuse. Virus Sigma de la drosophile.
	C	N	32	PICORNA	Polio - Écho - Coxsackie - Fièvre aphteuse - Mosaïque jaune du navet - Phages à ARN.
			92	RÉO	Réovirus des animaux. Virus de la tumeur des blessures (végétaux)
		E	32	TOGA	Fièvre jaune - Dengue. Encéphalites et principaux Arbovirus.

▲ ***Tableau 6 : classification des virus.***

de la structure des virus a fait abandonner par les généticiens les recherches sur les organismes qui ont rendu dans le passé de précieux services (comme la drosophile), mais qui ne peuvent soutenir la comparaison, en ce qui concerne la relative facilité d'étude des gènes, avec les virus, c'est-à-dire au niveau moléculaire. Une confirmation en est la première synthèse *in vitro* d'une molécule vivante, se multipliant par un processus semi-conservatif et capable de transmettre un message génétique concrétisé par des particules néoformées, réalisée par Kornberg et Goulian en 1967 : ces chercheurs ont utilisé pour leurs expériences l'ADN du bactériophage Phi X 174 d'*E. coli*. Cette nouvelle a fait sensation dans le monde entier par les perspectives qu'elle ouvre. On entrevoit la possibilité de modifier les ADN de virus différents des bactériophages grâce à l'approfondissement de leurs mécanismes d'action sur les cellules, perspective particulièrement intéressante dans le domaine des virus oncogènes.

Classification des virus

Le nombre croissant de virus reconnus et isolés, en particulier parmi les virus pathogènes pour l'homme et les animaux, devait bientôt entraîner un essai de classification logique. En effet, on constatait des analogies et des ressemblances parfois frappantes entre différents virus responsables de maladies analogues chez des espèces animales différentes; on pouvait tout naturellement grouper ces virus en véritables familles : par exemple, les différentes varioles animales (cow-pox, variole du mouton, de la chèvre, etc.) sont causées par des virus différents mais déterminant des maladies ayant en commun une grande analogie de symptomatologie et de lésions.

En 1907, Prowazek tentait le premier essai de classification, en réunissant sous le nom de *Chlamidozoa* les différents agents viraux capables d'entraîner la formation de corps d'inclusion dans les cellules infectées. Cette idée fut reprise en 1927 par Cowdry, qui essaya de distinguer les virus selon les types morphologiques d'inclusions qu'ils causent dans les cellules infectées.

En 1922, Constantin Levaditi eut l'idée de grouper les virus selon leurs affinités pour les différents tissus, en fonction de l'origine embryonnaire de ceux-ci. Il était ainsi conduit à les classer en virus *dermotropes, mésodermotropes* et *endodermotropes*. Le système nerveux étant constitué chez l'embryon par une fraction invaginée de l'ectoderme, les virus qui s'y attaquent étaient qualifiés de virus *neurotropes,* et les maladies qu'ils causent de neuroectodermoses. Par sa logique et sa simplicité cette théorie devait connaître une grande vogue, mais il devint bientôt évident qu'elle réunissait dans de mêmes groupes des virus ayant des caractères assez disparates.

A partir de 1940, le développement de la microscopie électronique d'une part, les progrès de nos connaissances sur la biochimie des virus d'autre part, devaient ouvrir la voie à des classifications reposant sur des caractères morphologiques et biochimiques. La constatation que les virus renfermaient soit l'ADN, soit l'ARN, mais jamais les deux à la fois (Lépine et Sautter, 1946), confirmée par toutes les recherches, fournissait à P. P. Cooper (1961) la base de la première classification des virus reposant sur des caractères biochimiques : elle distinguait les *ribovirus* et les *désoxyvirus* selon que leur acide nucléique est l'ARN ou l'ADN. Dans chacun de ces grands groupes, une subdivision reposait sur la sensibilité ou la résistance à l'éther, impliquant la présence d'un constituant lipidique du virion. Enfin, les critères de taille permettaient les subdivisions ultérieures.

Cette classification fut accueillie avec faveur mais bientôt remplacée par une classification plus élaborée qui, en dehors de l'évidente distinction des virus à ARN et à ADN, reposait exclusivement sur des critères morphologiques. Cette classification proposée par A. Lwoff, R. W. Horne et P. Tournier, lors du IXe Congrès international de microbiologie, à Moscou en 1966, a servi de base aux discussions du Comité international de nomen-

clature de virologie qui décide des révisions périodiques en la matière. En voici les principes fondamentaux :

— On retrouve, comme dans le système de Cooper, les deux grandes catégories de virions, suivant que le matériel génétique est un acide ribonucléique (R) ou un acide désoxyribonucléique (D).

— Les virions R ou D sont subdivisés selon l'architecture de la capside, suivant les deux types reconnus de symétrie : hélicoïdale (H) ou cubique (C). La double symétrie des urophages, qui est comme nous l'avons vu à la fois cubique et hélicoïdale, est qualifiée de binaire (B).

— La capside virale de tous les virions, qu'ils soient R ou D, H ou C, peut être soit nue (N) soit enveloppée (E), ce qui correspond à une nouvelle subdivision.

— Dans une capside à symétrie cubique, le nombre des capsomères est, par définition, fini. Ce nombre constant est significatif pour les virus à symétrie cubique. Il suffit pour le déterminer de compter les capsomères figurant sur une arête du virion, de ce fait facilement identifiables.

Dans une nucléocapside à symétrie hélicoïdale, dont la mosaïque du tabac nous offre le modèle le plus étudié, le nombre des unités de structure (de nature protéique et qui sont l'équivalent des capsomères des virus à symétrie cubique) est déterminé par le poids moléculaire, par la structure tertiaire de la protéine virale et par le diamètre de la nucléocapside. De ce fait, le nombre de ces unités de structure assemblées en tore autour de l'acide nucléique pour former la nucléocapside n'a pas la même rigueur ni la même signification que les capsomères dans les virions à symétrie cubique. Les virus à symétrie hélicoïdale sont alors subdivisés selon leur diamètre (celui-ci est constant, alors que la longueur est sujette à des fluctuations), et dans le cas des virus B selon la structure de la tête (icosaèdre, prisme bi-pyramidal, etc.).

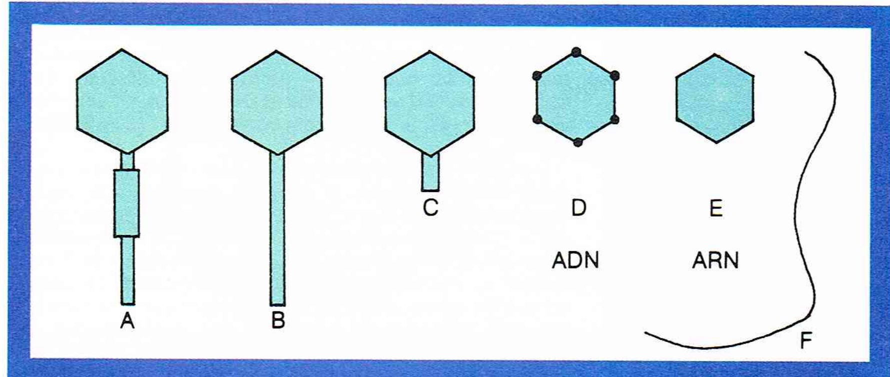
On arrive ainsi à établir un tableau général où les virus sont classés à partir des données fondamentales du système LHT, complétées selon le développement des connaissances. Ce tableau, qui est révisé périodiquement, a déjà subi un certain nombre de retouches ; il est résumé dans le tableau 6.

Pour ce qui est des phages, les travaux de Bradley (1963, 1965) et de Kay (1963), partant de la classification de Bradley, distinguent six groupes de base, représentés dans le schéma ci-contre, où l'on remarque que les groupes D et E ne se différencient que par l'existence récemment reconnue de bactériophages à ARN.

Plus récemment encore, une étude détaillée de H. V. W. Ackerman (1969) conclut qu'il y a en réalité douze groupes de types morphologiques parmi les bactériophages ; quatre ont une symétrie hélicoïdale ou cubique, les autres présentant une symétrie binaire correspondant aux phages caudés ; il existe, enfin, des phages filiformes et des phages dotés d'une enveloppe. En outre, il faut tenir compte du fait que l'acide nucléique peut être soit monocaténaire (ADN 1), soit bicaténaire (ADN 2), et qu'il peut exister ou non un manchon autour de la queue du bactériophage. De plus, lorsque le bactériophage n'a pas une tête à symétrie cubique, celle-ci peut être soit isométrique, c'est-à-dire de forme régulière, géométriquement définissable, soit simplement géométrique. Enfin, on distingue, parmi les phages caudés, des phages à queue longue et des phages à queue courte, suivant que la longueur de la queue est supérieure ou inférieure au plus grand diamètre de la tête. Ces critères sont applicables aux 444 bactériophages actuellement connus.

On a reproché au système LHT, qui repose à peu près exclusivement sur des caractères morphologiques, de réunir dans les mêmes catégories des virus infectant des espèces appartenant à des règnes différents, des virus des végétaux et des virus des animaux par exemple. Cette objection ne mérite pas d'être retenue, car cette classification a, au contraire, l'avantage de faire apparaître entre les maladies affectant des espèces animales totalement différentes des analogies insoupçonnées au premier abord, que l'expérimentation et les recherches immunologiques sont venues confirmer de façon inattendue. Nous n'en voulons pour preuves, entre autres, que les analogies morphologiques apparues lors de l'examen au microscope électronique entre des virus aussi différents les uns des autres que le facteur sigma de la drosophile, le virus de la stomatite vésiculeuse des Bovidés et celui de la rage ; les expériences d'adaptation à la drosophile, d'immunité croisée et d'infection croisée ont montré que les rapprochements qu'imposait la classification n'étaient pas l'effet du seul hasard. De la même manière, certains virus des Insectes se trouvent rapprochés soit de ceux des plantes, soit de ceux des Vertébrés, ce que confirment encore les résultats de l'expérimentation. Il est donc logique que la classification en définitive retenue pour les virus n'ait pas à tenir compte des espèces sensibles ni même des règnes auxquels appartiennent ces espèces.

L'existence d'un système de classification reposant sur des bases logiques et des critères indiscutables a permis de trancher la question, depuis longtemps en discussion, de la nomenclature des virus selon une dénomination de type linnéen. Il y avait longtemps que, parmi les virologistes, ceux des virus des plantes en particulier, s'était manifesté le désir de voir désignés les virus par un nom latin issu de la notion de genre et d'espèce, d'une façon conforme aux habitudes établies depuis Linné chez les botanistes et les zoologistes. Mais une telle question de nomenclature ne pouvait se poser qu'à la condition d'être associée à une classification traçant les cadres généraux dans lesquels prendraient place les ordres, sous-ordres, familles, genres et espèces.



Richard Colin

▲ ***Représentation schématique de la classification des bactériophages** (d'après Bradley et Ackermann).*

Par exemple, il ne servirait à rien de dénommer la mosaïque du tabac *Marmor tabaci* si cette dénomination ne correspondait pas à l'établissement d'une relation ontologique avec d'autres virus du genre *Marmor,* et si l'on ne groupait pas en famille les genres et les espèces ainsi définis.

Classification et dénomination sont deux questions distinctes, quoique étroitement liées : ce sont cependant les noms proposés par l'auteur d'un manuel de détermination pour rebaptiser les virus actuellement connus, noms acceptés par quelques-uns et rejetés avec indignation par la plupart des autres, qui ont indirectement éveillé l'intérêt des milieux scientifiques et universitaires sur la classification des virus.

L'avantage du système LHT est précisément que les critères morphologiques deviennent accessibles aux virologistes comme le sont ceux des plantes aux botanistes, et que les dénominations vont de pair avec les étapes de la classification.

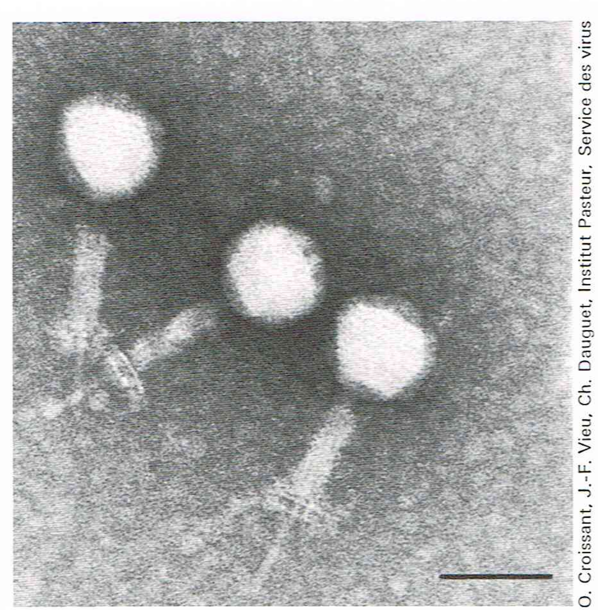
On trouvera dans le tableau 6 le système LHT, tel qu'il se présente actuellement.

Il nous reste à passer en revue brièvement les groupes principaux des virus des Bactéries, des Végétaux, des Insectes et des Vertébrés.

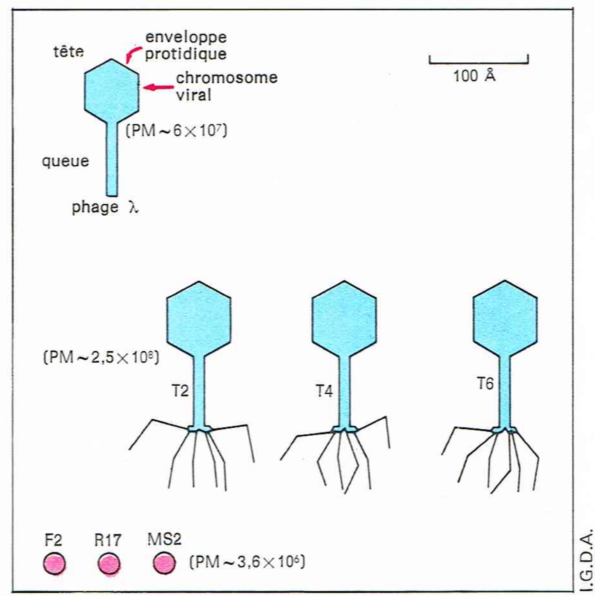
Virus des Bactéries

La première observation de lyse bactérienne, ou bactériolyse, par un virus a été tout à fait fortuite. En 1915, le microbiologiste F. W. Twort décrivait une maladie aiguë des staphylocoques, où se produisait un changement d'aspect des cultures, observée au cours de contrôles sur la teneur microbienne du vaccin antivariolique. Twort démontra que l'agent causal était filtrant et pouvait être transféré d'une culture à une autre. En 1921, Félix d'Hérelle décrivait, indépendamment des premières observations de Twort, le phénomène de la lyse bactériophagienne. Ajoutant des filtrats, dépourvus de cellules, provenant de fèces de sujets atteints de dysenterie bactérienne à des cultures de bacille de Shiga (agent causal de la maladie),

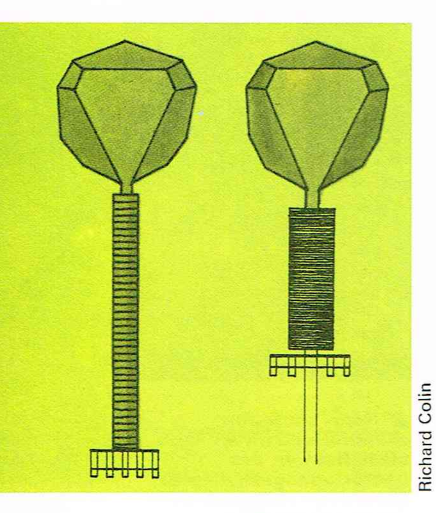
▶ *A gauche, photomicrographie électronique du* bactériophage Twort ; *le trait repère correspond à une longueur de 100 nm. A droite, quelques bactériophages importants pour la génétique :* le bactériophage λ *qui se multiplie dans les cellules d'*Escherichia coli *est le virus lysogène le mieux connu ;* les bactériophages T_2, T_4 et T_6, *morphologiquement identiques, sont génétiquement apparentés (ce sont actuellement les mieux connus de tous les éléments génétiques ; eux aussi se multiplient dans les cellules d'*E. coli*) ;* les bactériophages F_2, R_{17}, et MS_2 *forment le groupe des plus petits parasites d'*E. coli *(d'après Watson).*



O. Croissant, J.-F. Vieu, Ch. Dauguet, Institut Pasteur, Service des virus



I.G.D.A.



Richard Colin

▲ *Représentation schématique du* bactériophage Twort : *à gauche, appendice caudal à l'état détendu ; à droite, appendice caudal contracté (d'après J.F. Vieu, O. Croissant et Ch. Dauguet ; Institut Pasteur, Service des virus).*

il ne fut pas peu surpris, après une nuit de mise à l'étuve, de retrouver ces cultures parfaitement limpides et totalement dépourvues de germes. Cet effet se révéla transmissible à d'autres cultures du même type. Les observations furent immédiatement confirmées par d'autres laboratoires.

D'Hérelle créa alors le terme de *bactériophage* (des mots grecs *bakteria*, bâton, et *phagein*, manger), qui signifie « mangeur de bacilles ». Approfondissant les phénomènes de la lyse bactérophagienne, il démontra que, après la destruction des cultures, l'agent responsable s'était multiplié et qu'il pouvait être propagé indéfiniment. Il s'agissait donc d'un agent vivant du type de ceux que l'on connaissait déjà, capables de provoquer des maladies chez des plantes et des animaux.

Ce microbiologiste commit cependant quelques erreurs. Il pensait que les bactériophages pouvant détruire les cellules bactériennes de différentes espèces étaient tous identiques et qu'ils pouvaient permettre de guérir des maladies infectieuses bactériennes. Cela ne fut pas confirmé, et la thèse du rôle thérapeutique des bactériophages est à peu près abandonnée.

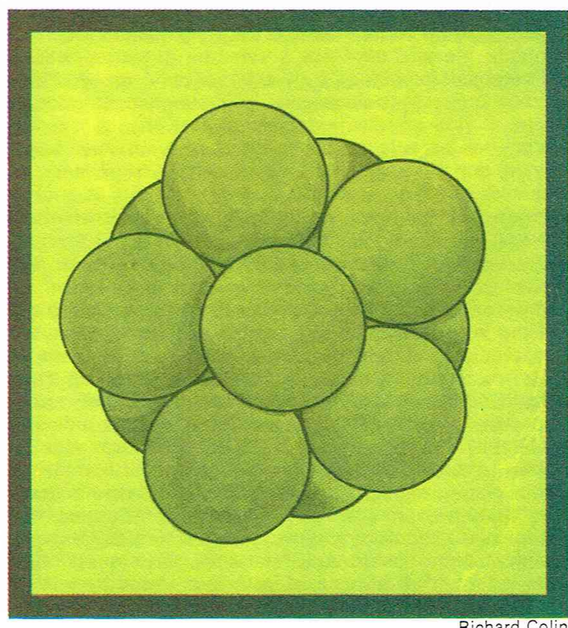
Les recherches furent toutefois reprises plus tard, sur un plan fondamental, dans de nouvelles directions et avec de nouveaux moyens techniques. Les résultats obtenus depuis les travaux d'A. Gratia, d'E. Wollman, de Luria et Delbrück sont des étapes fondamentales dans la connaissance des phénomènes vitaux au niveau moléculaire.

Les bactériophages sont des virus dotés d'une symétrie binaire, avec, généralement, une partie antérieure, à symétrie cubique, et une partie postérieure, à symétrie hélicoïdale ou torique : on en a réalisé d'innombrables et remarquables photographies au microscope électronique. Mais la forme et la taille des bactériophages sont très variables. Leur composition chimique diffère en ce que certains (par exemple, le T_2, un des parasites d'*Escherichia coli*) possèdent, au lieu de cytosine, de l'hydroxyméthyl-5 cytosine. Leur acide nucléique est le plus souvent l'ADN ou parfois l'ARN, ce qui conditionne des modalités différentes de développement dans la cellule bactérienne infectée. La fixation à la paroi cellulaire de l'hôte se fait par des appendices terminaux de la queue (épines, fibres) pouvant se fixer sur des substrats de différentes natures, qui sont dans certains cas des lipoprotéines, dans d'autres des lipopolysaccharides.

Lors de la phase de pénétration, l'acide nucléique du bactériophage est injecté à l'intérieur de l'hôte, alors que les capsides vides restent attachées extérieurement à la paroi bactérienne : on peut les en arracher sans pour cela interrompre le cycle du bactériophage, qui est assuré par l'acide nucléique exclusivement. Le cycle de reproduction dure tout au plus quelques minutes ; à la fin, les particules virales néoformées détruisent la paroi cellulaire bactérienne avec l'aide d'une enzyme (la lysozyme) et sont libérées.

Contrairement à ce que pensait d'Hérelle, le nombre des genres de bactériophages existants est très grand, chacun étant spécialisé envers une espèce bactérienne déterminée. On les définit aussi en fonction de l'hôte naturel (bactériophages de *Salmonella typhi*, de *Micrococcus pyogenes*, de *Corynebacterium diphteriae*, d'*Escherichia coli*, etc.). On désigne leurs types avec des symboles individuels (λ, T, P, etc.), qui servent à indiquer l'espèce elle-même et qui n'ont habituellement pas de signification précise. Le symbole indique, en outre, que le bactériophage provient d'une série déterminée : par exemple, les bactériophages de la série T (T_1, T_2, ..., T_7), qui ont été isolés par Démerec et Fano en 1945, sont des parasites d'*E. coli*.

Les mieux étudiés sont les parasites d'*E. coli* (ou colibacille), Bactérie existant normalement dans l'intestin de l'homme et des animaux ; *E. coli* constitue un matériel idéal pour les études fondamentales, non seulement du fait de la facilité de culture du système, mais aussi parce qu'elle est la Bactérie la mieux connue des points de vue chimique, génétique et biologique. On connaît de nombreux bactériophages d'*E. coli* : on a essayé d'en donner une classification sur des bases morphologiques, mais celle-ci est incomplète et partielle. La série s'est notablement enrichie ces dernières années. Les T_2, T_4 et T_6 sont pourvus d'ADN bicaténaire. Le F_2 contient de l'ARN monocaténaire. Les ΦX_{174}, F_1, Fd et M_{13} possèdent eux aussi un ARN monocaténaire : ce sont les plus petits



Richard Colin

▶ *Représentation schématique du bactériophage* ΦX_{174} *à 12 capsomères, où l'on retrouve la symétrie 5, 3, 2.*

bactériophages de ce type. Nous nous limiterons ici à donner les notions principales concernant les bactériophages.

Typage lysotypique des Bactéries

Du fait de la spécificité rigoureuse existant entre les souches bactériennes et les bactériophages, il est possible d'identifier des cultures bactériennes nouvellement isolées, en fonction de leur sensibilité vis-à-vis des bactériophages connus. Ce procédé, appelé le *typage lysotypique,* ou *bactériophagien,* des microbes, a donné d'intéressants résultats dans l'étude des épidémies de typhoïde, ainsi que dans les staphylococcies (à *Micrococcus pyogenes*), surtout en milieu hospitalier. On tend toutefois à abandonner cette méthode, remplacée par des techniques plus rapides.

Bactéries lysogènes

Un bactériophage peut exister sous deux formes : en tant que bactériophage actif, pathogène, et en tant que bactériophage atténué. Le premier, au contact de la cellule bactérienne spécifique, y pénètre, s'y multiplie, et en provoque la lyse. Le second pénètre également dans la Bactérie, mais ne la lyse pas : il se transforme en virus occulte, ou *prophage* (A. Lwoff, 1953). La cellule bactérienne, apparemment saine, continue à vivre, mais elle contient le parasite. Il suffit d'un phénomène externe (même la simple exposition à des rayons ultraviolets) pour que le prophage devienne actif, se multiplie et provoque la destruction de la cellule, avec libération de particules bactériophagiennes matures, néoformées, pathogènes. C'est le *phénomène de lysogénie :* la Bactérie portant son prophage est dite *lysogène,* c'est-à-dire capable de provoquer la lyse.

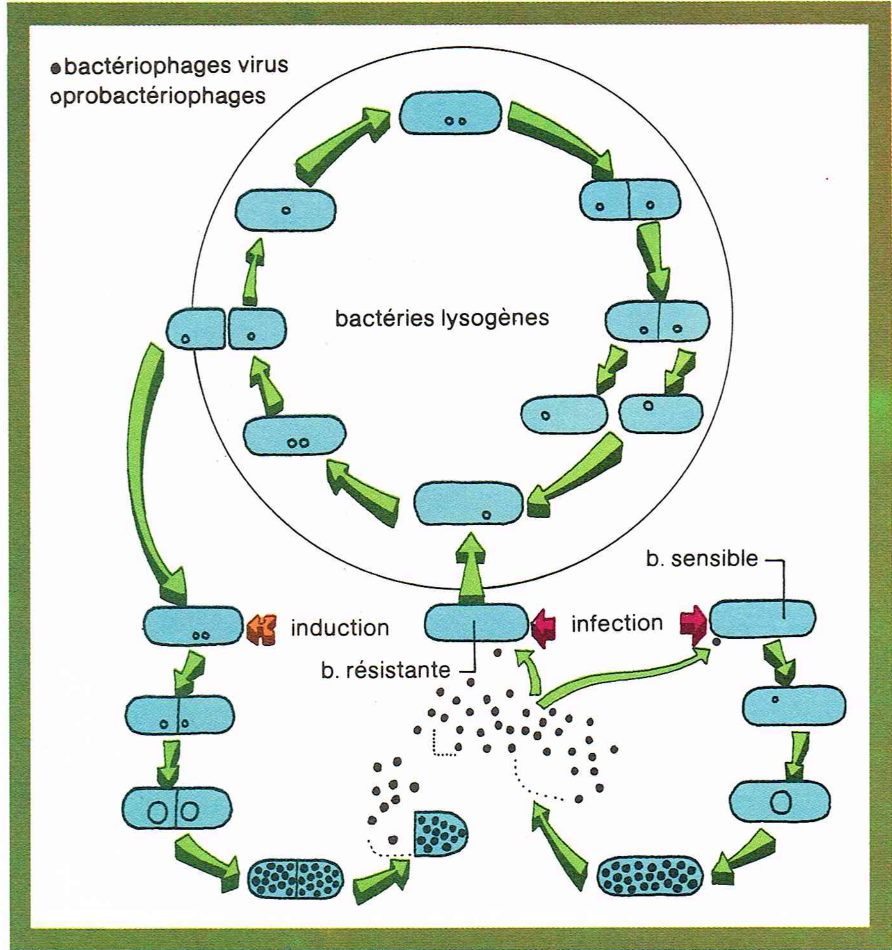
Pendant la phase lysogène, le virus est caché avec son acide nucléique dans la Bactérie, intégré au génome de l'hôte : il est latent, participe à tous les phénomènes de division, et est régulièrement transmis aux cellules filles, toujours dans les mêmes conditions. L'action des rayons ultraviolets (ou d'un autre mutagène) provoque l'activation du génome viral, en lui restituant son activité de synthèse protéique indépendante.

Les phénomènes décrits offrent au biologiste un exemple intéressant à étudier : ils démontrent la possibilité que, dans des cellules apparemment normales, il puisse y avoir en réalité un virus latent, intégré au niveau du patrimoine chromosomique cellulaire lui-même et pouvant, par ailleurs, se manifester sous l'action de différentes causes : la cellule acquiert alors de nouvelles propriétés, toujours anormales.

Étude génétique des bactériophages

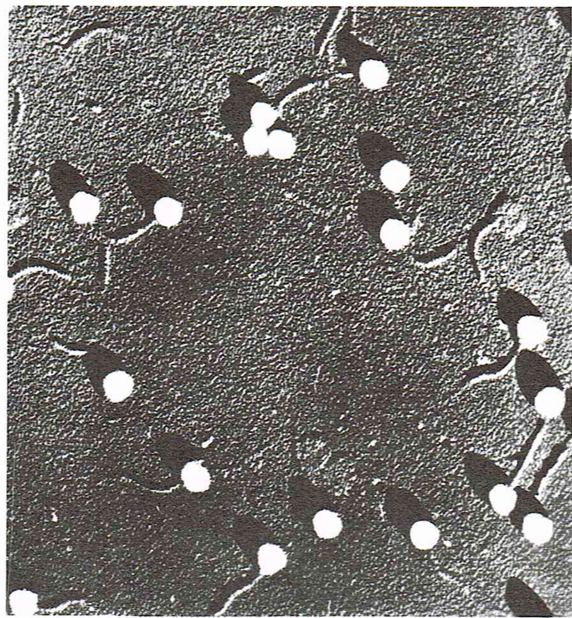
Les généticiens ont trouvé dans les bactériophages un instrument de travail irremplaçable. La cellule eucaryotique intègre, qui compte plus d'un million de gènes contrôlant la synthèse de milliers de protéines, est un système où il est pratiquement impossible d'isoler et d'identifier un gène particulier, avec son ARNm correspondant et son produit protidique final. Les bactériophages permettent de résoudre ce problème bien plus facilement : il est possible d'introduire par leur intermédiaire un matériel génétique actif et connu dans une cellule vivante. Comme ils contiennent un nombre limité de gènes (de trois à quelques centaines), pouvant être isolés sous forme hautement purifiée, ils permettent d'analyser en détail la transcription génétique des molécules protéiques de la capside virale et les phases du processus de synthèse.

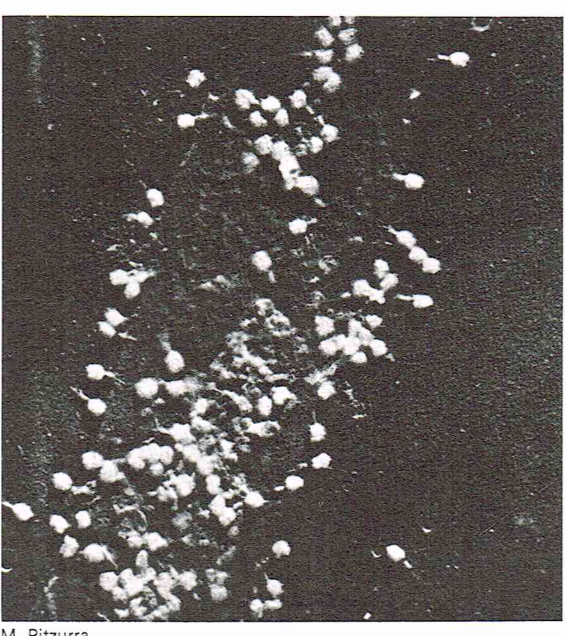
On considère que le bactériophage T_4 contient environ 100 gènes : au moins 75 de ceux-ci ont été identifiés. On



Richard Colin

▲ *Diagramme de l'évolution du bactériophage et du probactériophage ou prophage chez des* **Bacillus megatherium** *sensibles et lysogènes (d'après A. Lwoff, Ann. Inst. Pasteur, 1950, t. 78, p. 736).*


M. Pitzurra


M. Pitzurra

◀ *A gauche,* **bactériophage T_5** *en préparation purifiée (× 60 000) [d'après Adams]. A droite, particules du* **bactériophage T_2** *sur les parois cellulaires d'*Escherichia **coli** *(× 12 000) [d'après Burnet et Stanley].*



Université milanaise des hautes études - Institut de pathologie végétale

▲ *Pied de vigne atteint de flétrissures dues à un virus, parmi d'autres pieds sains ; on observera la couleur jaune intense (jaunisse ou mosaïque jaune) et le nanisme du plant.*

▶ *Page ci-contre, en haut, à gauche, plant de tomate dont les feuilles sont atteintes par un virus. A droite, corpuscules du virus de la mosaïque du tabac, vus au microscope électronique.*

a obtenu des informations encore peu précises avec les petits bactériophages à ARN d'*Escherichia coli*. Parmi ces derniers, le bactériophage F_2 possède, dans son ARN, une chaîne de 3 000 nucléotides seulement, pouvant coder 1 000 acides aminés. Une centaine de ceux-ci se trouvent dans la capside du virus. Il est probable qu'au moins un tiers des autres sont utilisés pour la formation de la ribonucléopolymérase, ou ARN polymérase, spécifique du bactériophage. Il reste 600 acides aminés libres pour la fabrication d'une à trois protéines supplémentaires, nécessaires en vue de la reproduction du F_2 : l'une d'entre elles peut être la lysozyme, nécessaire pour libérer les particules de la descendance.

C'est là un des exemples les plus remarquables des progrès de nos connaissances sur les bactériophages. Les résultats obtenus par Kornberg et Goulian sont encore plus étonnants : comme nous l'avons dit plus haut, ces auteurs ont réalisé la synthèse de molécules d'ARN du bactériophage ΦX_{174}, pouvant infecter des cellules d'*E. coli* et en provoquer la lyse, avec libération de virions néoformés de ΦX_{174}, complets. Il s'agit là de la première réalisation de molécules artificielles capables d'autoreproduction.



C. Bevilacqua

▶ *Feuille d'*Abutilon striatum *(famille des Malvacées) dont le caractère décoratif est dû aux marbrures, c'est-à-dire à une mosaïque d'origine virale.*

Virus des végétaux

En raison de la facilité avec laquelle on peut séparer les protéines des plantes et les manipuler à la température du laboratoire sans les dénaturer, les virus des végétaux ont été les premiers découverts, purifiés et cristallisés. Ils ont donné la première démonstration d'une composition nucléoprotidique et la première preuve indiscutable de la fonction génétique de l'acide nucléique. Bien que possédant les caractères généraux des virus pour ce qui est de la morphologie, de la composition chimique et des rapports avec la cellule hôte, ils présentent des particularités qui leur sont propres.

Ce sont tous des virus ARN. Ils se multiplient presque uniquement dans les tissus végétaux adultes, en particulier dans les feuilles. Leur transmission nécessite une lésion externe de l'épiderme foliaire, artificielle ou due à des Insectes jouant le rôle d'une seringue à inoculation. Les feuilles sont en effet revêtues d'une paroi continue de cellulose (cuticule), impénétrable, même aux plus petites molécules protidiques. En dessous de la cuticule, les cellules communiquent amplement, ce qui permet aux virus, une fois la barrière cuticulaire franchie, de passer librement d'une cellule à l'autre et de se propager dans la fine couche de protoplasme (d'une épaisseur de 10 μ) située à l'intérieur de la paroi cellulaire, mais jamais dans la vacuole qui occupe le centre de la cellule.

Un excellent exemple de la transmission des viroses végétales par l'intermédiaire des Insectes est celui de la marbrure d'*Abutilon striatum*, importée en 1868 d'Asie tropicale comme plante ornementale en Europe. On a observé que cette marbrure n'était pas transmise à des pieds sains, cultivés dans le même habitat, mais par greffe. On a récemment découvert que, en Amérique du Sud, ce type de marbrure foliaire était transmis naturellement à d'autres plantes par l'intermédiaire d'un Insecte, un Diptère de la famille des Aleurodidés inconnu en Europe. L'absence de ce vecteur obligatoire explique l'impossibilité de la diffusion spontanée de ces viroses sous nos climats.

La spécificité de l'hôte pour les virus des végétaux est bien moins rigoureuse que dans les autres domaines de la virologie : normalement, un virus végétal peut s'attaquer à une gamme étendue de plantes sensibles. Ces virus provoquent des lésions caractéristiques, reconnaissables à l'œil nu, et pouvant être divisées en plusieurs types :

— les *mosaïques :* tachetures des feuilles, de couleur vert jaunâtre ou jaune clair, bigarrures des tulipes ;

— les lésions *friselées :* bulles apparaissant à la partie supérieure des feuilles ;

— les *nécroses :* morts de groupes cellulaires, avec formation de taches brunes ;

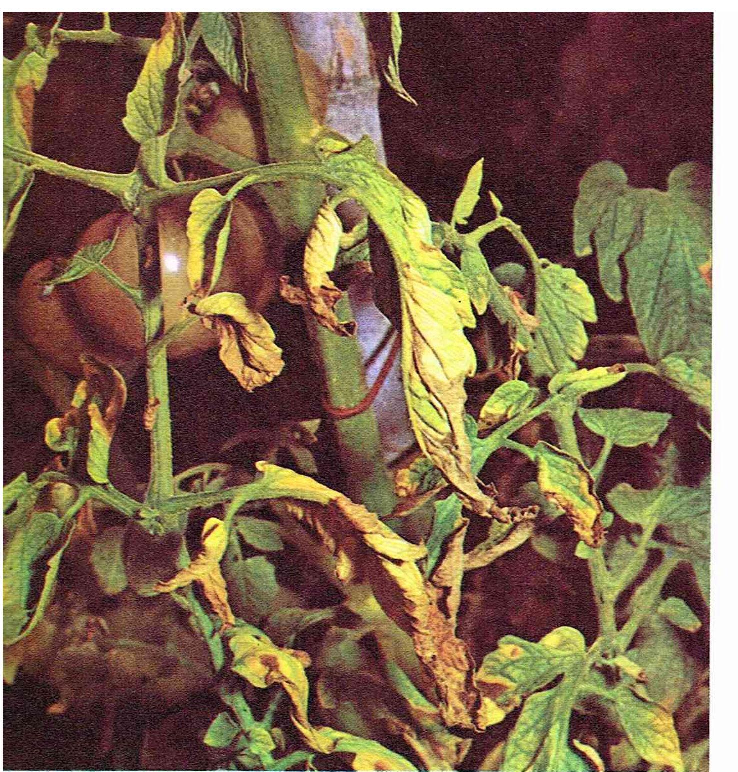
— le *nanisme :* arrêt de la croissance en hauteur de la tige et des rameaux ;

— la *jaunisse,* ou *jaunissement :* jaunissement des feuilles ;

— les *tumeurs :* excroissances cylindriques ou coniques, lamellaires.

Certaines viroses sont bien tolérées par la plante et n'en altèrent pas le comportement (c'est le cas pour les panachures des tulipes) ; toutefois, il peut se produire des lésions localisées ou généralisées, provoquant la mort de toute la plante.

Les propriétés des virus des végétaux sont étudiées en inoculant les feuilles susceptibles : les expériences sont essentiellement effectuées sur le tabac, la tomate et le haricot, en frottant une feuille saine avec un chiffon de coton imbibé du suc tiré des tissus d'une plante malade. On a parfois recours à la greffe de parties d'une plante malade, ou encore à la transmission par des Insectes



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Rassegna medica

(Aphidiens) nourris sur la plante malade puis transférés sur celle qui est saine. La détermination du virus est essentiellement fondée sur les lésions qu'il produit.

On connaît plus de 300 virus végétaux, qu'on nomme habituellement d'après le nom de la plante hôte et celui du type de lésion qu'ils provoquent. Leur détermination exacte et leur classification sont loin d'être parfaites; on commence seulement à en réaliser une systématique, d'après des recherches immunologiques et morphologiques au microscope électronique. Nous donnerons ici quelques détails sur les plus importants des virus des végétaux.

Virus de la mosaïque du tabac (TMV)

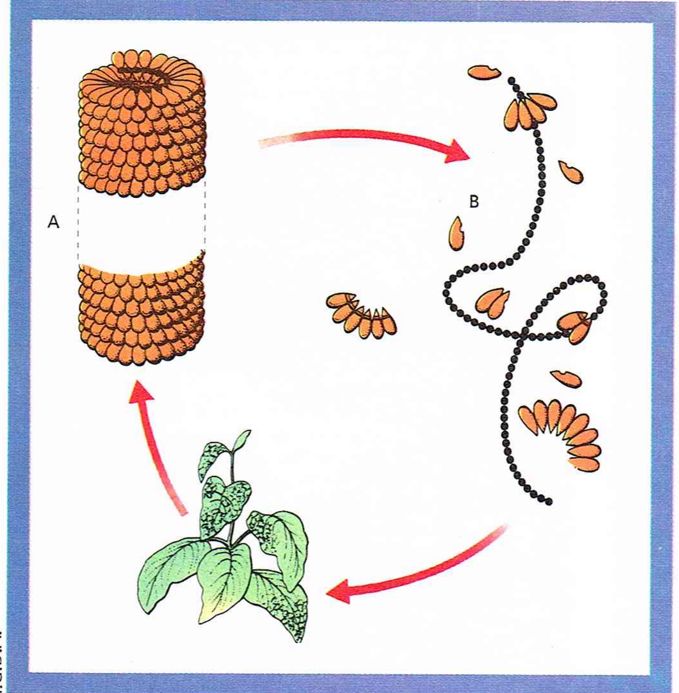
Il s'agit d'un virus typique à structure hélicoïdale; les virions sont longs de 3 000 Å environ et larges de 150 Å. Ils sont même visibles au microscope optique en lumière polarisée. Le premier virus identifié (Ivanovski) et cristallisé (Stanley) a été le TMV; son ARN est aussi le premier à avoir été isolé (Bawden et Pirie), et il est le premier dont on ait démontré avec certitude le caractère pathogène (Fraenkel-Conrat). Cette primauté, si l'on peut dire, est due en grande partie à deux facteurs essentiels : d'abord l'importante quantité de virus que l'on obtient à partir du suc des feuilles des pieds malades (jusqu'à 70 mg par feuille), ensuite la facilité avec laquelle on peut isoler (par centrifugation ou simple précipitation par le sulfate d'ammonium) l'ARN des unités structurales, pour les voir ensuite se reconstituer en virions complets, en ramenant le pH à des valeurs plus acides.

Il existe autant de souches de virus de TMV que de chercheurs ayant tenté de les identifier : c'est dire qu'il y en a d'innombrables variétés. Ce virus semble avoir été importé des États-Unis par les premiers colons blancs, sous forme de parasite du plantain lancéolé *(Plantago lanceolata)*. Il se serait plus récemment adapté au tabac, chez qui on l'a découvert. Ce changement d'hôte n'est pas le seul : en Europe, la maladie a aussi envahi les plants de tomate, où on l'a décrit sous le nom de mosaïque de la tomate. Bawden et Pirie ont démontré que les virus nº 3 et nº 4 de la pastèque d'abord répandus en Europe, puis considérés comme une curiosité de laboratoire, ne sont en réalité que des formes de TMV.

Virus de la nécrose du tabac

Celui-ci est un petit virus, à symétrie cubique. Il a été isolé en 1935, à Cambridge, dans la serre où étaient effectuées des recherches sur d'autres virus des végétaux. Il provoque des lésions locales, nécrotiques, qui ont tendance à diffuser. Le nombre de plantes sensibles à ce virus

▼ A gauche, schéma montrant que l'ARN est le composant génétique du virus de la mosaïque du tabac : les particules en bâtonnets (A) peuvent être facilement séparées en leurs éléments, les protéines et l'ARN (B), dont il est possible de vérifier séparément la capacité de provoquer une infection virale (seules les molécules de l'ARN possèdent cette capacité). Les particules de virus produites en infectant les feuilles avec de l'ARN pur sont identiques à celles qui proviennent de l'infection par le virus entier (d'après Watson). A droite, plant de tabac atteint de mosaïque.



I.G.D.A.

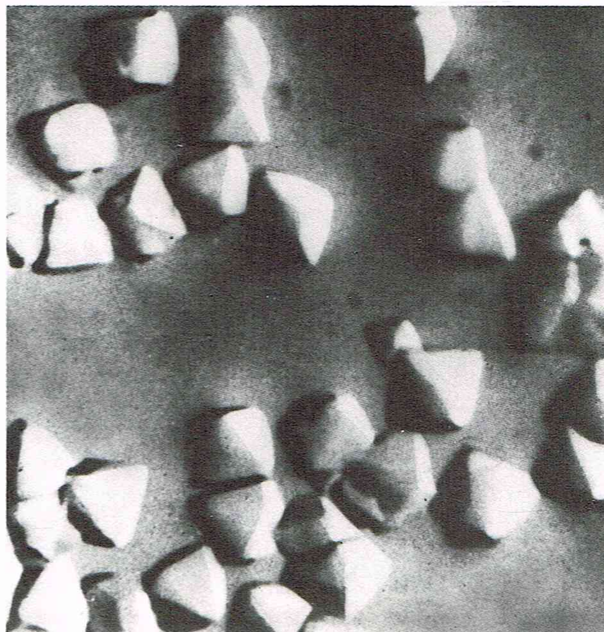


Université milanaise des hautes études - Institut de pathologie végétale

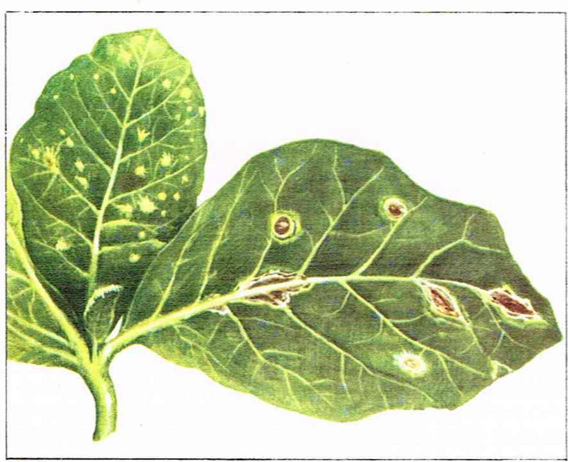
▶ *A gauche, plant de chou chinois infecté par le* **virus de la mosaïque jaune du navet**; *les lésions locales sont mieux visibles dans la feuille inoculée (en bas, à droite). A droite, cristaux de virus de la mosaïque jaune du navet.*



I.G.D.A.



M. Pitzurra



I.G.D.A.

▶ *Feuille de tabac atteinte du* **ring-spot**, *maladie virale.*

est énorme. On le considérait aussi comme une curiosité de laboratoire, mais en Hollande on s'est aperçu qu'il provoque de gros dégâts au haricot *(Phaseolus vulgaris)*, à la tulipe *(Tulipa gesneriana)* et à une primevère *(Primula obconica)*. Le virus, très résistant, se conserve longtemps dans le sol et donne lieu à des infections latentes, responsables de la transmission à distance de la maladie.

Virus des taches annulaires du tabac (« ring spot » du tabac)

Ce virus présente une symétrie cubique : c'est un polyèdre d'environ 260 Å de diamètre. Il a été isolé en 1939 par Stanley, à partir de feuilles de tabac portant des taches annulaires concentriques (maladie du « ring spot »). Il est possible d'en isoler de grandes quantités (jusqu'à 45 mg par litre de suc), y compris des autres plantes qu'il peut infecter, comme la courge *(Cucurbita pepo)*. C'est un bon matériel d'études en laboratoire.

Virus de la mosaïque jaune du navet

Il existe de nombreux virus qui provoquent la mosaïque jaune du navet. L'un d'eux est particulièrement répandu en Europe et provoque de grands dommages aux choux, navets, raves et à d'autres Crucifères importantes du point de vue horticole et industriel. On le trouve chez l'hôte en quantités importantes (jusqu'à 4 g par litre de suc). Dans des conditions naturelles, il est diffusé par un Insecte du genre *Phyllotreta*. Le cours de l'infection est lent : il faut en effet deux mois avant que le suc de la plante infectée contienne une concentration maximale de virus. Les virions présentent une symétrie cubique; leur capside a un diamètre externe de 280 Å.

Virus X de la pomme de terre

Il s'agit d'un des plus importants virus des végétaux. Il touche largement les cultures de pomme de terre, entraînant une perte annuelle de 2 millions de tonnes de tubercules. Son virion présente une structure hélicoïdale, avec des filaments d'une longueur allant jusqu'à 5 000 Å, qui ont tendance à former de longues mèches gélatineuses dans les tissus de la plante.

▶ *Page ci-contre, en haut, modèle structural d'un* **virus de la polyédrose cytoplasmique** : *à gauche, structures superficielles; à droite, structure interne. Les trois capsomères antérieurs de la figure de gauche ont été ôtés pour que l'on puisse voir l'implantation pentagonale; on observe sur la figure de droite la double enveloppe de la capside (d'après Smith).*

Virus des Insectes

Depuis une vingtaine d'années, les recherches sur les virus des Insectes ont connu un très grand développement, à la fois en raison de l'intérêt économique que présentent les maladies virales transmises par les Insectes et du fait que les viroses des Insectes présentent du point de vue fondamental un très grand intérêt. Partout se sont développés des laboratoires consacrés aux recherches fondamentales sur les virus des Insectes : en France, celui de C. Vago, successeur de Paillot à Saint-Christophe-lès-Alès, en Grande-Bretagne avec K. Smith, au Canada avec G. H. Bergold, aux États-Unis avec K. Maramorosch.

Les Insectes jouent un rôle fondamental dans la transmission des infections à virus des plantes. Chez les Vertébrés, ils sont responsables de la transmission de tout le grand groupe des *Arbovirus*, communs à l'homme et aux animaux. Ils sont ainsi directement ou indirectement responsables de graves maladies comme les encéphalites épidémiques, les fièvres hémorragiques ou le *louping ill* du mouton, transmissible aux humains.

La fonction de vecteur vivant dans la transmission des infections virales fut reconnue chez certains Insectes bien avant qu'on eût découvert les virus eux-mêmes : en effet, J. Nott (en 1848), Beauperthuy (en 1854) pensaient que le responsable de la propagation de la fièvre jaune était un moustique, ce qui fut confirmé par la suite. Les premières études systématiques en ce domaine furent réalisées plus tard, sur des larves de ver à soie. En 1856, Cornalia étudia pour la première fois la « jaunisse » de cet Insecte, à cause des importantes pertes économiques qu'elle provoquait. Il décrivit chez les larves les grosses tumeurs de la polyédrose, qu'on peut voir au microscope. En 1907, von Provazek démontra le pouvoir filtrant de l'agent pathogène contenu dans ces matrices protéiques. Dans la grande majorité des cas, le virus atteint seulement les larves; les imagos sont plus résistants. La transmission de l'infection est horizontale (par voie alimentaire) et verticale (par les cellules germinales).

Les moyens de recherche utilisés pour l'étude des virus des Vertébrés commencent seulement à être employés pour les virus des Invertébrés : les cultures de tissus d'Insectes *in vitro* et la détermination sérologique des souches virales isolées sont maintenant utilisées systématiquement en ce domaine. On se trouve néanmoins face à de nombreuses incertitudes pour la classification exacte des souches virales isolées, et l'on doit encore avoir recours au critère de la source d'isolement et à la description des lésions provoquées dans les tissus.

Les maladies des Insectes dues à des virus sont divisées en deux groupes : les maladies à inclusions (polyédroses nucléaires et cytoplasmiques, granuloses) et les maladies à virus sans inclusions.

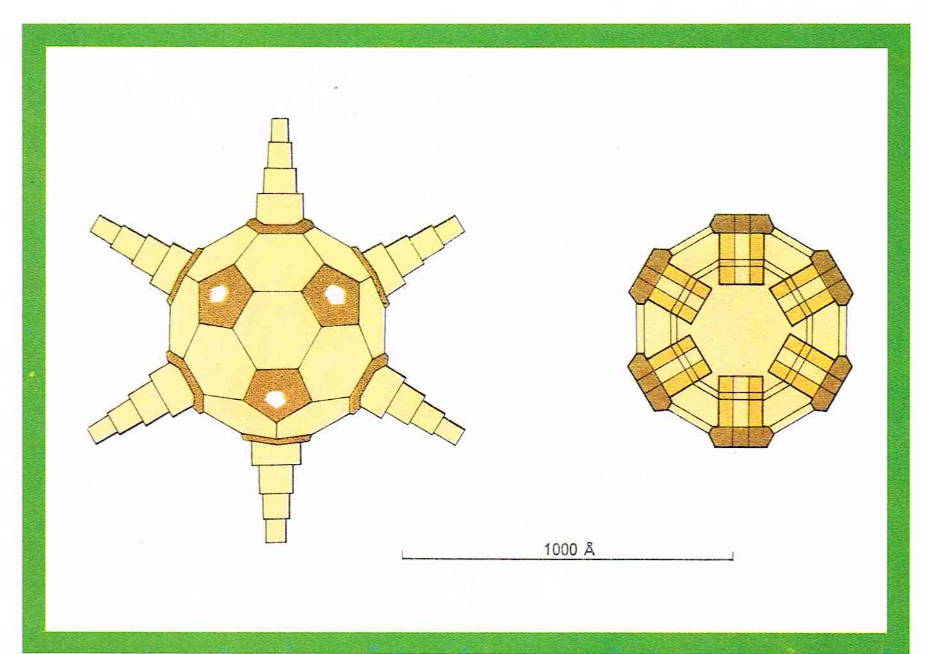
Maladies à inclusions

— Les *polyédroses* sont caractérisées par le fait que les virions sont renfermés dans de gros cristaux protidiques (polyèdres). Une fois libéré de cette enveloppe, le virion ressemble, du point de vue morphologique, aux virions qu'on isole à partir d'autres organismes ; sa symétrie est cubique ou hélicoïdale.

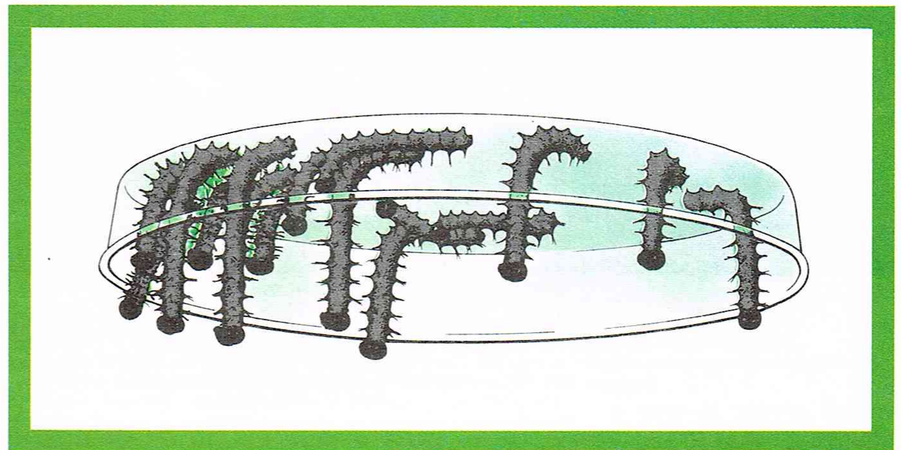
Dans les *polyédroses nucléaires,* le virus se multiplie au sein du noyau cellulaire de plusieurs tissus : épiderme, corps gras, trachées, et, rarement, glandes séricigènes. La particule virale à ADN a toujours l'aspect d'un bâtonnet et mesure de 20 à 50 nm sur 200 à 400 nm. La plus grande variété des virus de la polyédrose nucléaire est observée chez les larves des Lépidoptères ; mais on a aussi observé des infections semblables chez les Hyménoptères. Chez les Diptères, on a décrit une seule forme de polyédrose nucléaire, qui frappe *Tipula paludosa,* la tipule des marais. Le diamètre du polyèdre qui renferme les virus, grosse inclusion protidique de forme rectangulaire ou hexagonale, varie de 0,5 µ à 15 µ. Contrairement à la plupart des polyédries nucléaires, le virus de la polyédrose nucléaire de *Tipula paludosa* présente une symétrie cubique.

Dans les *polyédroses cytoplasmiques,* le virus a toujours une symétrie cubique : les inclusions polyédriques sont localisées dans le cytoplasme des cellules de la muqueuse intestinale ; elles ont une taille très variable (de 0,2 µ à 2 µ) ; les particules virales qui y sont contenues ont une structure icosaédrique, présentent une double capside et ont un diamètre variant de 60 nm à 70 nm ; les capsomères sont distribués aux sommets de l'icosaèdre et ont une section pentagonale, avec une cavité centrale ; leur acide nucléique est un ARN. La première observation de polyédrose cytoplasmique a été faite par K. Smith et R. Wyckoff, en 1950, chez les larves d'*Arctia caja* (appelé vulgairement écaille martre, ou martrée) et d'*Arctia villica* (ou écaille velue). On en connaît aujourd'hui de nombreuses variétés, qui frappent surtout les larves des Lépidoptères et des Névroptères.

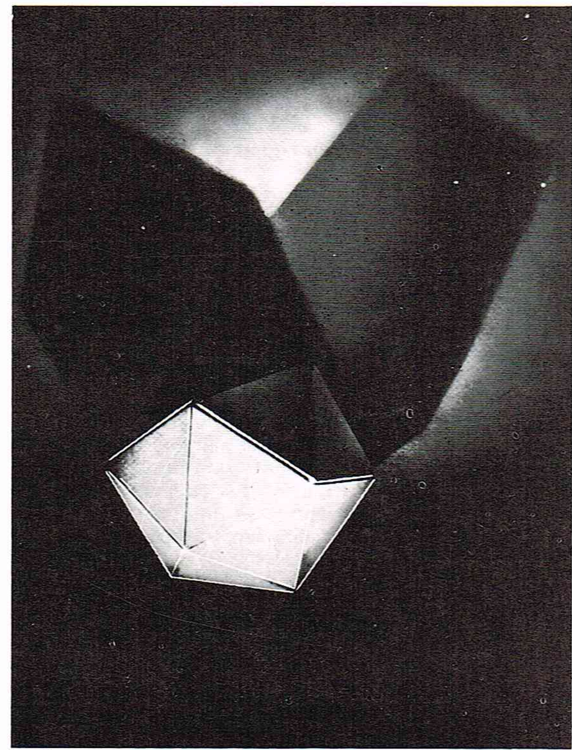
— La *granulose* a été décrite pour la première fois par Paillot, en 1926, chez un papillon, la piéride du chou *(Pieris brassicae)*. Le même auteur décrivit plus tard une maladie semblable chez *Agrotis segetum,* ou noctuelle des moissons. Cette affection atteint seulement les larves et rarement les chrysalides des Lépidoptères. La particule virale à ADN possède une structure complexe ;



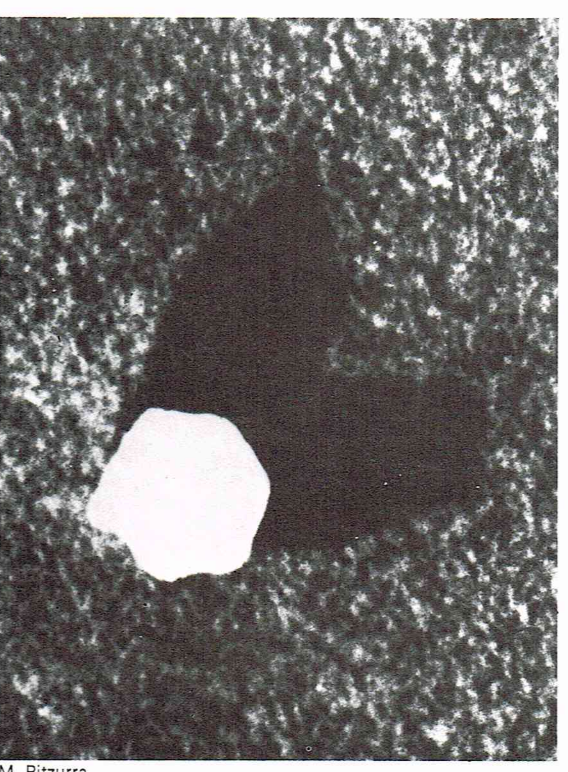
I.G.D.A.



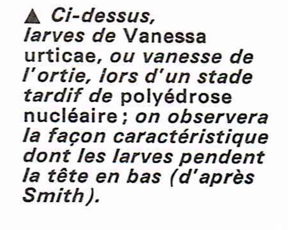
I.G.D.A.



M. Pitzurra

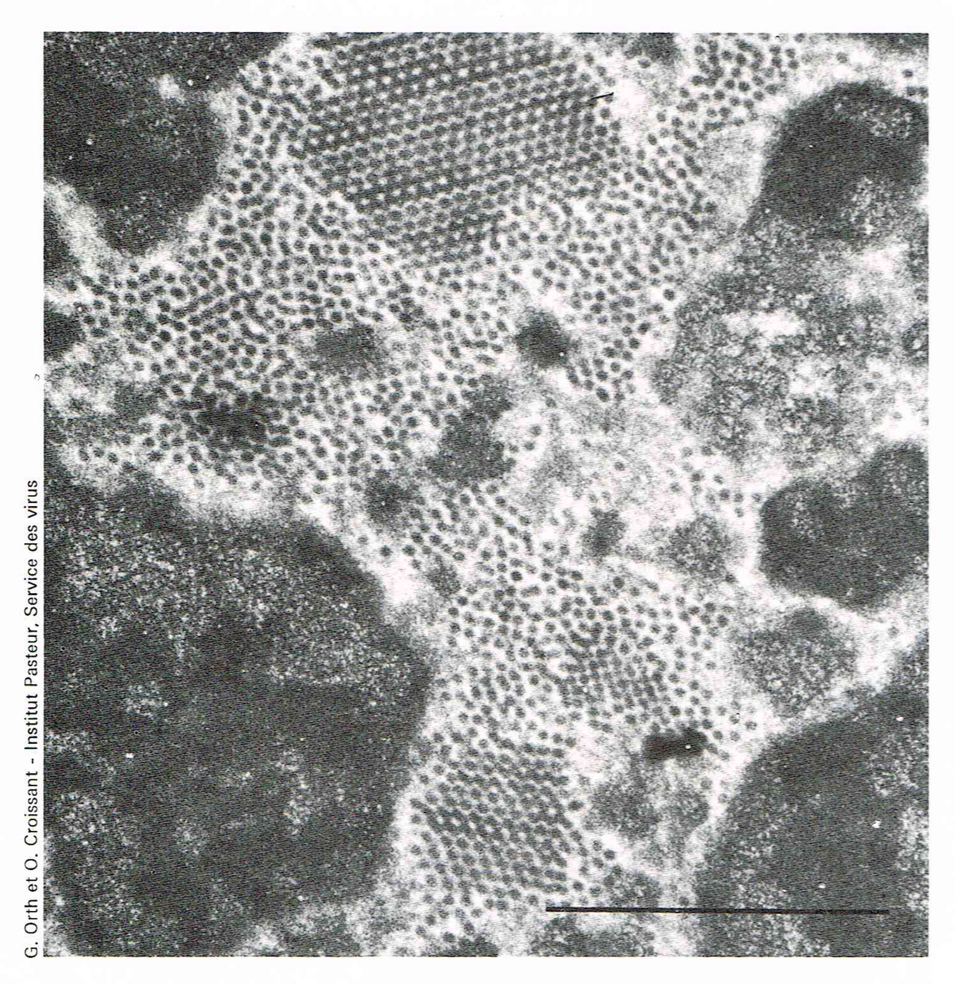


M. Pitzurra

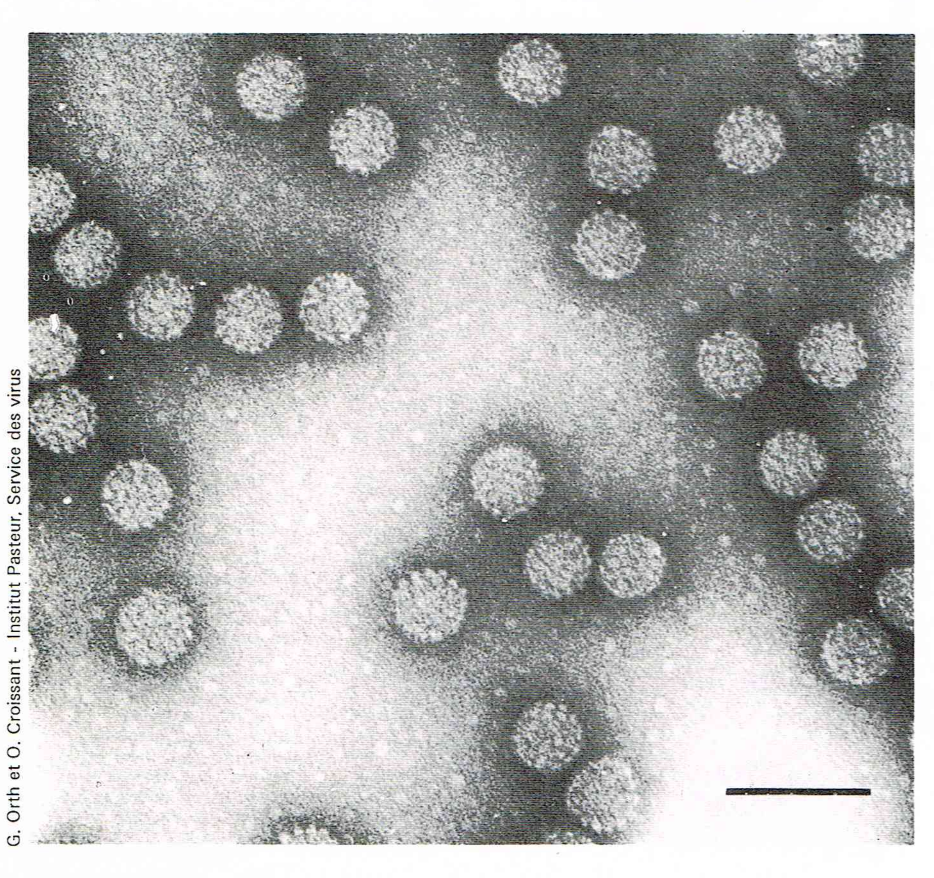


▲ *Ci-dessus, larves de* Vanessa urticae, *ou vanesse de l'ortie, lors d'un stade tardif de* polyédrose nucléaire *; on observera la façon caractéristique dont les larves pendent la tête en bas (d'après Smith).*

◀ *A gauche, modèle d'icosaèdre ombré par deux sources lumineuses et orienté de manière que le sommet d'un hexagone soit dirigé vers les deux sources lumineuses à la fois. On obtient ainsi deux ombres : l'une à 4 côtés, en pointe, et l'autre à 5 côtés, à extrémité émoussée. A droite, particule virale du virus de* Tipula iridescens *(Diptère), illuminé comme l'icosaèdre de gauche ; les ressemblances entre les deux ombres sont évidentes. Le virus lui-même a une forme icosaédrique.*



▲ *Photomicrographie électronique de l'inclusion intranucléaire du* virus du papillome de Shope *chez le lapin : le trait repère correspond à 1 000 nm.*
▼ *Photomicrographie électronique du* virus de verrues humaines *montrant l'aspect typique des virus* Papova ; *le trait repère correspond à 100 nm.*



le virion, en forme de bâtonnet, est entouré par une membrane interne, une membrane externe, et un cristal protéique de forme ellipsoïdale. Il mesure de 400 nm à 500 nm de longueur, pour 200 nm à 300 nm de largeur. Chez la larve, le tissu le plus souvent touché par la granulose est le corps gras.

Maladies à virus sans inclusions

Les maladies à virus sans inclusions sont caractérisées par le fait que les virions, libres, forment des amas dans les tissus de l'hôte. Le représentant le plus important de ce groupe est le virus de *Tipula iridescens,* qui peut affecter non seulement son hôte habituel (la tipule), mais aussi d'autres espèces d'Insectes, faisant partie des Diptères, des Coléoptères et des Lépidoptères. Le nombre d'unités virales produit par les larves infectées est énorme, puisqu'il atteint jusqu'à 25 % de leur poids total. Cette proportion n'est égalée que par le rendement en virus des cellules d'*Escherichia coli* infectées par les bactériophages de la série T.

Virus des Vertébrés

On peut estimer que 60 % des maladies infectieuses qui frappent l'homme et les Vertébrés supérieurs sont dues à des virus. Les maladies à virus résistent au traitement par les antibiotiques, et elles posent dans nombre de cas des problèmes de prophylaxie et de traitement particulièrement difficiles à résoudre. Nous examinerons brièvement, en suivant le schéma de classification donné plus haut, un certain nombre de groupes de virus en fonction de la systématique qui leur a été attribuée.

● Virus ADN des Vertébrés

Microvirus et Parvovirus

La classification LHT dédouble en virus *micro* (12 capsomères) et *parvo* (32 capsomères) les plus petits des virus, qui, dans la classification de Melnick (1966), étaient réunis en un groupe des Picodnavirus (*pico :* petit, et DNA). Nous y rangeons le célèbre phage $\Phi\ X_{174}$ qui a servi à nombre d'études fondamentales sur les virus, et le virus du rat, ou virus RV, isolé à partir d'une tumeur du rat. Comme le phage, le RV présente une symétrie dodécaédrique pour un diamètre moyen de 14 nm. Il résiste à l'éther et peut être cultivé *in vitro* sur des cellules d'embryon de rat, chez lesquelles il produit un effet cytopathogène. Il est en outre hémagglutinant et provoque chez le hamster nouveau-né des troubles métaboliques créant un mongolisme expérimental.

Ce groupe comprend aussi le virus H et le virux X_{14}, isolés à partir de rats irradiés ou de tumeurs des Rongeurs, et les virus adéno-satellites, isolés au cours d'expériences d'hybridation entre un adénovirus et le virus SV_{40} du singe. Les virus adéno-satellites se sont montrés pathogènes pour les félins, chez qui ils provoquent de la leucopénie et des toubles cérébelleux. On ne connaît pas jusqu'à présent de virus appartenant à ce groupe restreint qui soient pathogènes pour l'homme.

Papova virus

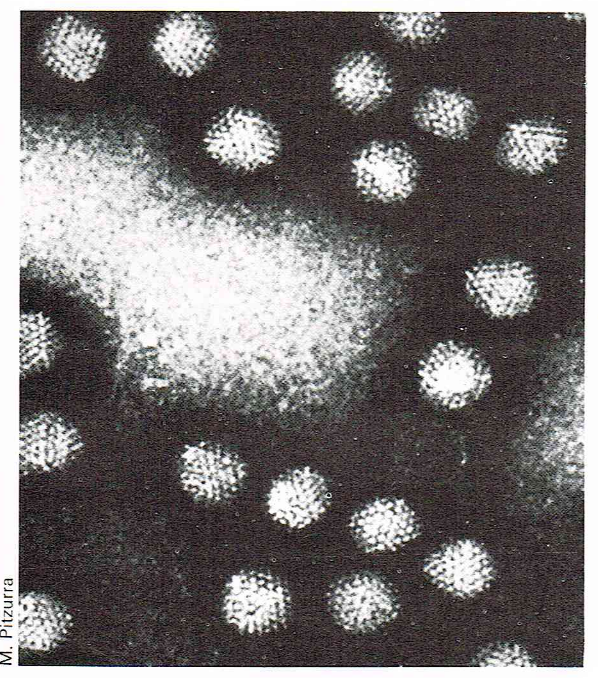
Ce terme, proposé en 1962 par Melnick, est formé par la combinaison des initiales de trois types de virus déterminant des tumeurs chez les animaux et l'homme, dans l'ordre chronologique des découvertes : pa (papillome du lapin), po (polyome de la souris), et va (vacuolant du singe).

Dans ce groupe sont inclus nombre des virus tumorigènes des Vertébrés ; un seul d'entre eux suscite des tumeurs, bénignes, chez l'homme (papillomes de la peau et des muqueuses). Ce sont des virus à ADN bicaténaire, à symétrie icosaédrique, avec 72 capsomères ; ils sont souvent hémagglutinants. Dans les cultures *in vitro* de cellules sensibles, ils provoquent un effet cytopathique (avec destruction des cellules), parfois anarchisant (stimulation d'une multiplication désordonnée, propre aux cellules tumorales). Ils se multiplient tous dans le noyau de la cellule infectée.

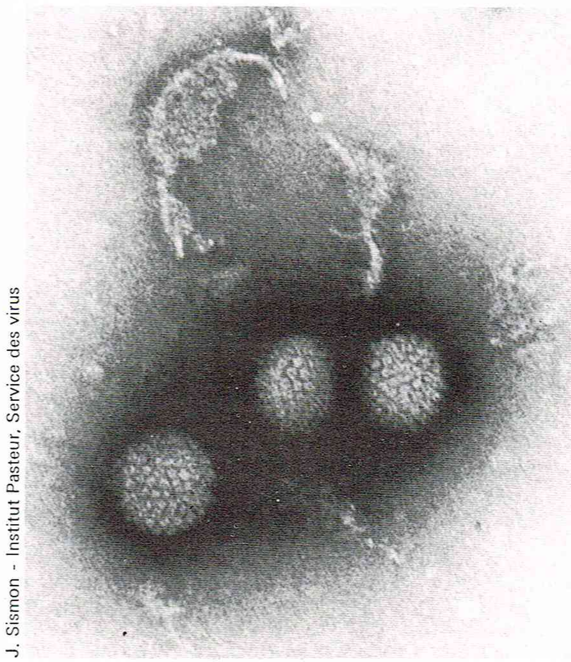
Outre les trois types qui ont donné le nom au groupe, il existe d'autres virus pouvant provoquer l'apparition de papillomes chez de nombreux animaux (chien, cheval, âne, etc.).

Adénovirus

En 1953, Rowe observa, en cultivant *in vitro* des fragments d'amygdale humaine (provenant d'amygdalectomies), que, au bout de quelques semaines de développe-



M. Pitzurra



J. Sismon - Institut Pasteur, Service des virus

◀ *A gauche, exemples d'***Adénovirus** *; ils ont un diamètre de 70 millimicrons et possèdent 252 capsomères ; ils contiennent de l'ADN. Ils provoquent des tumeurs d'où on ne peut plus les isoler, contrairement aux virus oncogènes à ARN ; cela rend difficile leur étude en tant qu'agent tumorigène (d'après Rapp et Melnick). A droite, photomicrographie de* **virus herpétique** *(virion recueilli par centrifugation, coloration négative à l'acide phosphotungstique ; × 140 000). Trois virions apparaissent nus, expulsés de leur péplos (enveloppe externe) dont on aperçoit les débris. Aspect typique icosaédrique donnant une projection hexagonale d'un virion recouvert de 162 capsomères creux, de section hexagonale (sur les faces) et pentagonale (aux angles).*

ment des tissus, un effet cytopathique se manifestait, détruisant complètement les cultures. Des recherches ultérieures montrèrent que cet effet était dû à la présence d'un groupe de virus, qu'Enders baptisa Adénovirus, par référence aux tissus dont ils avaient été isolés en premier (les amygdales sont un tissu adénoïde). On en connaît actuellement 32 sérotypes humains et de nombreux sérotypes animaux (12 pour les singes, 2 pour les Bovidés, et d'autres chez les chiens, les rats, les Suidés et les Oiseaux). On peut aussi les isoler à partir des fèces. Les types d'origine humaine se multiplient bien dans des cellules humaines, en culture continue (en particulier dans la lignée cellulaire KB), en provoquant un effet cytopathique caractéristique. Ils se propagent dans le noyau de la cellule hôte, où ils déterminent l'apparition de formations cristallines. Leur morphologie a été très bien étudiée ; ils présentent une symétrie icosaédrique, avec 252 capsomères prismatiques et creux. Ils sont pourvus d'ADN bicaténaire.

Chez l'homme, ils provoquent la conjonctivite des piscines et des irritations des voies respiratoires supérieures, parfois épidémiques ; chez le chien, ils sont à l'origine d'une hépatite virale (maladie de Rubarth). Les types sérologiques humains 7, 12, 18 et 32, inoculés à des hamsters nouveau-nés, font apparaître des tumeurs aux points d'inoculation.

Herpèsvirus

Il s'agit de virus de grande taille, à virion icosaédrique, pourvu de 162 capsomères, et à ADN bicaténaire. Ils sont sensibles à l'éther. Ils sont souvent la cause d'infections latentes, qui persistent parfois durant toute la vie de l'hôte. Les types pathogènes pour l'homme comprennent le virus de l'*Herpes simplex* (dont on distingue deux types : I pour l'herpès cutané et II pour l'herpès génital), le virus de l'*Herpes zoster,* ou zona, et les virus cytomégaliques.

Le virus de l'*Herpes simplex,* qui peut être cultivé dans des œufs embryonnés de poule, est pathogène pour un grand nombre d'animaux. Il provoque des éruptions vésiculeuses, souvent récidivantes au même endroit, de courte durée clinique mais très tenaces par l'infection latente des tissus. Le virus de l'*Herpes zoster* est la cause d'une infection des ganglions spinaux, le zona, avec apparition d'éruptions vésiculeuses sur les surfaces cutanées qui en dépendent ; le siège le plus fréquent se trouve le long du trajet des nerfs intercostaux (d'où le nom, du grec *zonê,* ceinture). Le virus du zona est identique au virus de la varicelle, maladie exanthématique de l'enfance : il y a immunité croisée entre ces deux maladies.

On a décrit, dans une tumeur humaine observée en Afrique tropicale, le lymphome de Burkitt, un virus qui présente les caractères de l'Herpèsvirus, et nommé virus EB, ou virus d'Epstein-Barr ; il est très probablement l'agent causal de la tumeur.

Le virus cytomégalique est caractérisé, entre autres, par le gigantisme des cellules infectées, lesquelles contiennent de grosses inclusions cytoplasmiques et nucléaires. Ce virus est responsable d'une infection généralisée et congénitale, grave, causant chez le nouveau-né un retard mental et une paralysie cérébrale.

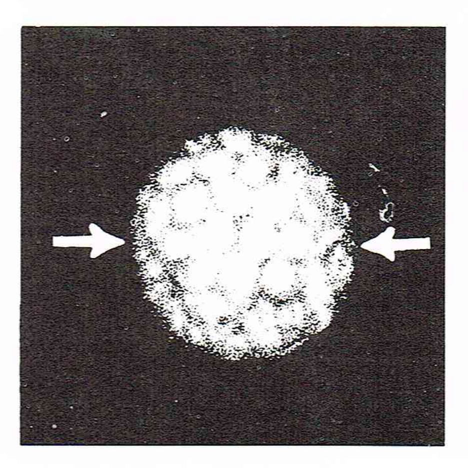
Parmi les souches pathogènes pour les animaux, nous citerons le virus B des singes *(virus Herpes simiae),* présentant des affinités avec le virus de l'*Herpes simplex* humain ; il peut aussi infecter l'homme, provoquant chez lui une atteinte du système nerveux central (encéphalomyélite), mortelle. On a isolé chez le singe de l'espèce *Tamarinus nigricollis,* d'Amérique du Sud, un autre Herpèsvirus, également pathogène pour le rat.

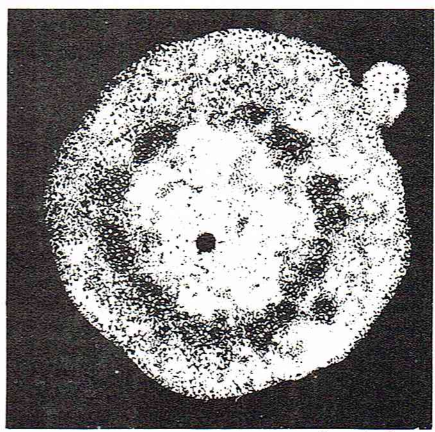
Nombre d'autres *virus Herpes* sont pathogènes pour les animaux, notamment le virus de la pseudo-rage, ou maladie d'Aujeszky, le virus III du lapin, le virus de l'avortement du cheval, le virus de la laryngo-trachéite des poules et, enfin, les virus herpétiques du chien et des Oiseaux. Mais le trait le plus marquant de ce groupe est la relation sérologique récemment établie entre les Herpèsvirus et des tumeurs néoplasiques du rhino-pharynx et du col de l'utérus chez la femme.

Poxvirus

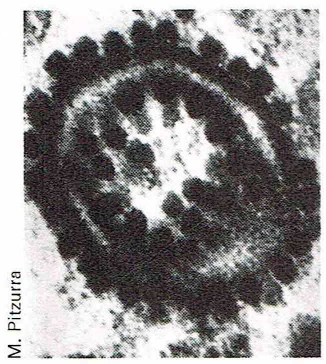
Ces virus déterminent l'apparition de pustules sur la peau de l'homme et d'un grand nombre d'animaux (en anglais, *pox* signifie pustule). Ils font partie des virus les plus grands, qui atteignent la limite du pouvoir résolutif du microscope optique (leur plus grande dimension va de 250 à 300 nm). Ils sont pourvus d'ADN et équipés d'un certain nombre d'enzymes. Leur capacité hémagglutinante se manifeste même quand ils se trouvent à l'intérieur de la cellule infectée. On peut les cultiver dans les

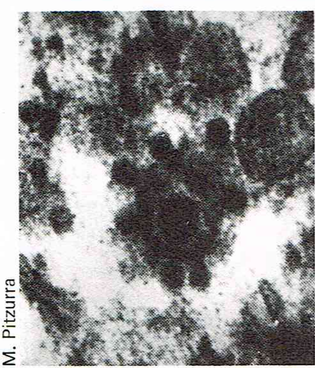
▼ **Virus de l'herpès,** *gros virus à ADN se multipliant dans les cellules humaines : à gauche, photomicrographie électronique à haute résolution de la capside ; celle-ci contient 162 sous-unités (capsomères) disposées autour d'axes de symétrie binaires, ternaires et quinaires ; à droite, photomicrographie électronique montrant la capside de 100 nm de diamètre, entourée par une enveloppe de 150 nm.*

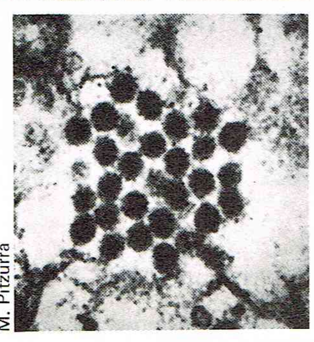




C. et A. Russo







▲ *Détails très agrandis de particules virales du virus Sindbis (Arbovirus) dans une cellule cérébrale; ces trois photomicrographies électroniques (× 68 500) présentent des formes virales matures et immatures à disposition cristalline (d'après Rabin et Jenson).*

œufs embryonnés de poule, où ils produisent des lésions caractéristiques. Ils se multiplient dans le cytoplasme de la cellule hôte, provoquant l'apparition d'inclusions (corpuscules de Guarnieri pour le virus de la variole humaine, corps de Bollinger pour la variole aviaire), et de corpuscules élémentaires. Ils présentent une forme grossièrement parallélépipédique et une symétrie complexe.

Leur représentant le plus important est le virus de la variole humaine, qui fut naguère à l'origine de terribles épidémies. Aujourd'hui, la variole a pratiquement disparu de nos régions et régresse dans certaines régions d'Asie et d'Afrique), grâce à la vaccination systématique. Celle-ci est pratiquée à l'aide du virus vaccinal, dont l'application remonte à Jenner en 1794. Ce dernier mit à profit l'observation faite par les paysans anglais selon laquelle celui qui avait porté la pustule de la variole bovine *(cow-pox)* ne contractait pas la « petite vérole ». En effet, ces deux maladies sont dues à des Poxvirus, différents mais à immunité croisée : une fois la période infectieuse passée pour l'un des virus, il reste une immunité durable vis-à-vis de l'autre également. Alors que la variole humaine est toujours très grave chez l'homme et entraîne fréquemment une issue fatale, l'infection due au virus du cow-pox se limite à l'apparition d'une pustule à l'endroit de l'inoculation.

Le virus utilisé actuellement pour la vaccination antivariolique est appelé virus de la vaccine, et provient, à l'origine, d'une souche de variole bovine : c'est en réalité une mutation, par adaptation à l'homme, du virus du cow-pox. Il existe une trentaine de Poxvirus différents. Outre ceux qui ont été signalés, d'autres encore sont pathogènes pour l'homme, comme le virus de l'alastrim (sorte de variole bénigne, ou varioloïde), le virus du *Molluscum contagiosum,* ou acné varioliforme, et le virus du nodule ou des tubercules des trayeurs. On a isolé chez les animaux des virus de ce groupe, pouvant provoquer des éruptions pustuleuses chez les Bovidés, les Suidés, le lapin, le rat, les Oiseaux et les Poissons. Certains Poxvirus sont à l'origine de tumeurs bénignes chez l'homme (*Molluscum contagiosum,* déjà cité), le lapin, le lièvre, et les écureuils. On a récemment décrit le virus Yaba, agent de tumeurs bénignes chez les singes.

• Virus ARN des Vertébrés

Réovirus

Il s'agit de virus auxquels on a attribué un rôle pathogène sur les muqueuses respiratoires et oculaires (d'où le nom tiré des lettres ré- et o-). De taille moyenne, à symétrie cubique, les Réovirus ont un virion nu, avec 92 capsomères et un ARN bicaténaire; leur diamètre est de 70 à 77 nm. On en a isolé trois sérotypes chez l'homme ainsi que d'autres chez les animaux. Ils peuvent se développer dans des cultures de reins de singe, de cobaye et de porc. Ils ont tendance à s'accumuler dans le cytoplasme des cellules infectées, où ils produisent des inclusions caractéristiques. Ils sont hémagglutinants, et leur action pathogène n'est pas encore clairement définie. Le virus précédemment classé $ECHO_{10}$ est en réalité un Réovirus.

Arbovirus, ou virus Arbor

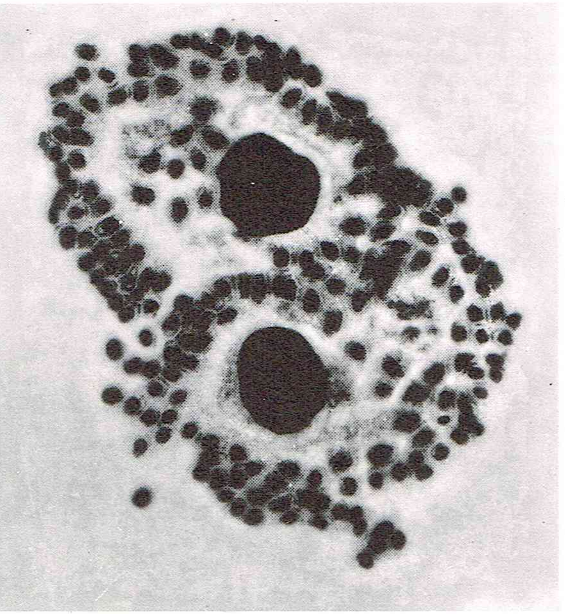
Le nom de ce groupe provient de l'expression anglaise *Arthropod-borne virus,* ou virus transmis par les Arthropodes. Étant donné que le critère de classification dans le groupe est la transmission par ces animaux, on y rencontre des virus à caractères fort divers. C'est pourquoi, récemment, ce groupe a été supprimé de la classification; toutefois, l'usage persiste de réunir sous ce nom la vaste famille des virus pathogènes transmis par des Arthropodes.

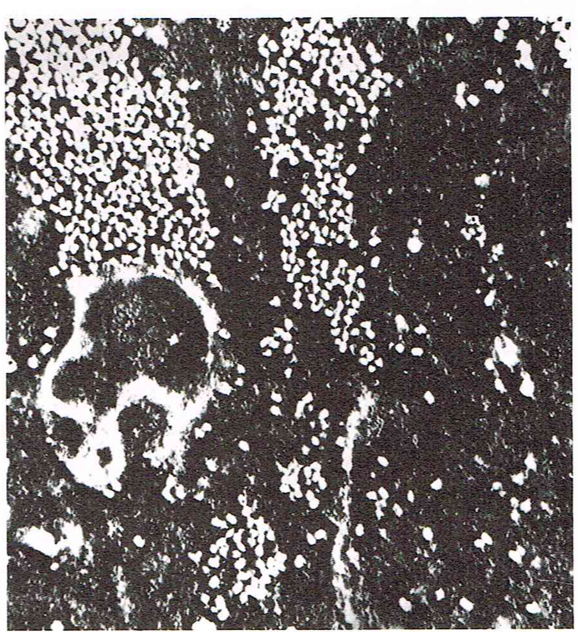
Les Arbovirus parasitent des moustiques et des tiques; ils sont transmis à l'homme et aux animaux par la piqûre de ces hématophages, après qu'ils ont été infectés en suçant le sang de sujets malades. Ces virus ne provoquent pas de troubles appréciables chez les Arthropodes-vecteurs. Le groupe comprend actuellement environ 150 types différents, divisés en 4 sous-groupes (A, B, C et Bunyamwera), qu'on détermine par des réactions d'inhibition de l'hémagglutination. Ils provoquent des infections, dont bon nombre sont parfois occultes; les virus des groupes A et B sont la cause d'encéphalites, alors que d'autres sont à l'origine de maladies fébriles, de complications nerveuses, rénales et hépatiques; ils sont les agents des redoutables fièvres hémorragiques qui sévissent en Extrême-Orient, en Sibérie et en Amérique du Sud.

Le virus de la fièvre jaune est le représentant le plus célèbre du groupe, à cause de la gravité de la maladie qu'il provoque chez l'homme et de son caractère endémique, qui a provoqué dans le passé de sévères épidémies. Le nom de fièvre jaune vient de ce que les malades ont parfois la peau teintée par un ictère grave. Ce virus est transmis par un moustique, *Aedes aegypti,* et sévit dans les zones tropicales de l'Afrique et de l'Amérique du Sud, où il persiste dans la jungle à partir de réservoirs Vertébrés (singes, lémuriens). On peut l'isoler du sang en l'inoculant dans le cerveau de la souris. La prophylaxie antiamarile consiste essentiellement en une lutte intensive contre l'*Aedes aegypti* et en l'emploi généralisé d'un vaccin actif (souche Rockefeller 17 D), mutation du virus vivant atténué cultivé dans l'œuf de poule.

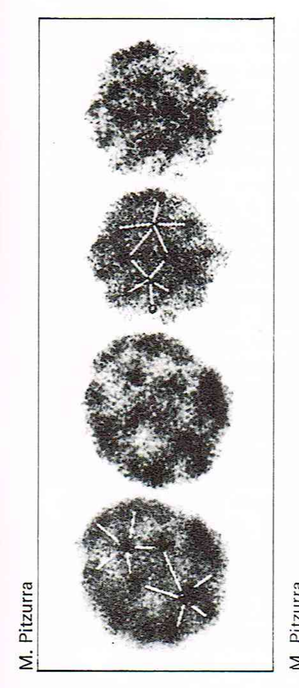
Les *virus Arbor* provoquent aussi d'autres maladies chez l'homme, moins graves, comme la dengue (fièvre endémo-épidémique en Asie, en Inde et en Afrique équatoriale) et la fièvre à pappataci (maladie fébrile estivale, endémique dans le Bassin méditerranéen oriental), transmise par un Diptère, *Phlebotomus pappatasii.*

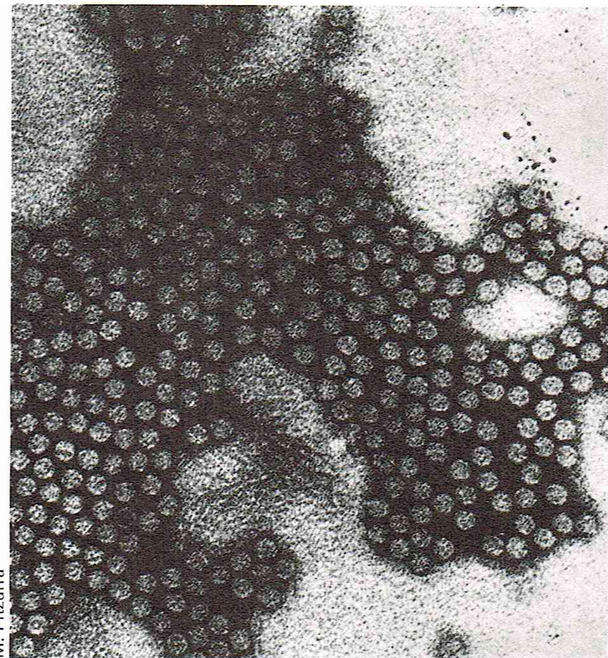
La plupart des Arbovirus sont pathogènes pour les animaux; ils sont désignés d'après la région dans laquelle on les observe et/ou d'après le nom de la maladie induite (encéphalite équine de l'Est ou de l'Ouest, encéphalite équine du Venezuela, encéphalite japonaise B, méningo-encéphalite du dindon, etc.). Dans les

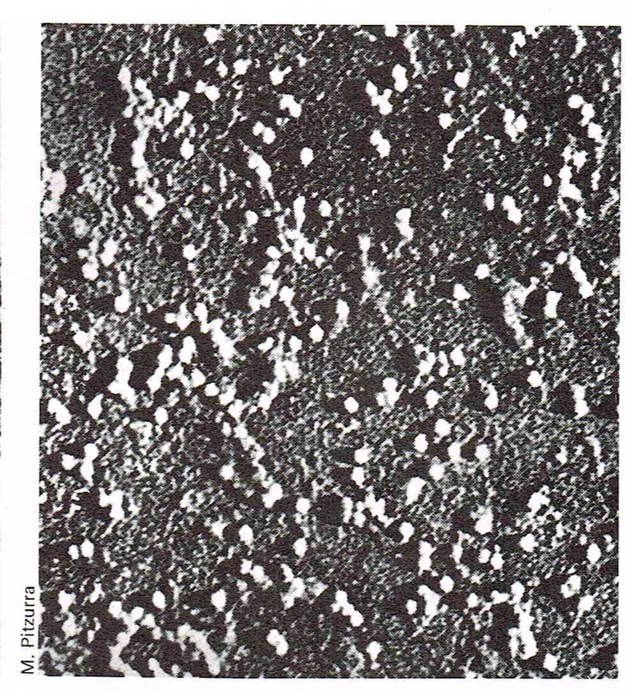




▶ *A gauche, fixation d'hématies de poule sur des cellules infectées par le* virus de la variole; *les hématies forment une couronne autour de cellules apparemment saines (hémadsorption) [d'après Lépine]. A droite,* membrane chorio-allantoïdienne *de poulet infectée par le* virus de la variole, *observée en microscopie électronique (× 4 120) 48 heures après l'inoculation; les particules virales sont très nombreuses et sont réunies en amas (d'après Wyckoff).*


M. Pitzurra


M. Pitzurra


M. Pitzurra

forêts des régions équatoriales et tropicales, la diffusion de ces virus, encore assez mal connue, est immense chez les Oiseaux et les Mammifères, cependant la déclaration des maladies qui leur sont liées est assez rare, l'attention des épidémiologistes n'étant attirée que par les foyers épidémiques occasionnels.

Picornavirus

Le nom du groupe a été composé à partir des racines *pico* (en grec, petit) et RNA. En effet ce sont les plus petits virus à ARN. Ils présentent une symétrie triacontaédrique et ont un diamètre de 15 à 30 nm ; le virion est nu et présente probablement 32 capsomères ; l'ARN est monocaténaire. Ce groupe comprend les *Entérovirus* (hôtes habituels de l'intestin de l'homme et des animaux) et les *Rhinovirus* (responsables du rhume).

Le plus important représentant des Entérovirus est le Poliovirus, qui provoque la poliomyélite antérieure aiguë, ou maladie de Heine-Medin (paralysie infantile). La gravité et la contagiosité de cette maladie ayant incité les chercheurs à découvrir des moyens efficaces de diagnostic et de prophylaxie, on a abouti à d'importantes découvertes dans tous les domaines de la virologie.

Il existe, du point de vue immunologique, trois types de Poliovirus (I, II, et III), identiques des points de vue morphologique et biologique, mais différents par le comportement épidémiologique. Le Poliovirus, comme tous les Entérovirus, vit habituellement dans la lumière de l'intestin ; c'est seulement exceptionnellement qu'il envahit le torrent circulatoire pour se fixer ensuite sur les racines des nerfs moteurs, provoquant la destruction des neurones moteurs, et par conséquent des paralysies. On peut le cultiver sur des cellules rénales de singes, en culture primaire, et sur des cellules humaines. Il a un effet cytopathique typique (arrondissement et lyse des cellules infectées). On l'identifie en culture par des réactions de neutralisation et de déviation du complément, ou à partir du sérum du sang des malades, par un séro-diagnostic reposant sur les mêmes principes.

La réalisation des vaccins antipoliomyélitiques a fait nettement régresser la maladie dans le monde entier. Le vaccin inactivé (Salk, 1954 ; Lépine, 1955 ; Gard, 1955) a été immédiatement appliqué sur une grande échelle avec des résultats spectaculaires, dont la généralisation a été facilitée lorsque l'on a adopté ensuite le vaccin atténué (Sabin) administré par voie orale et dont l'usage est aujourd'hui universel.

Au cours des très nombreuses recherches sur la poliomyélite, on a isolé un grand nombre de virus intestinaux, à caractères analogues à ceux des virus Polio, mais à propriétés immunologiques et biologiques différentes.

Les virus Coxsackie (du nom du village où Dalldorf a réalisé pour la première fois l'isolement) sont les agents de différentes maladies chez l'homme : des angines, des névralgies intercostales (myalgie épidémique) et des lésions du système nerveux central (encéphalomyélites). Certaines provoquent des paralysies chez la souris nouveau-née.

Les virus ECHO (des initiales de l'expression anglo-américaine « enteric cytopathogenic human orphan viruses », ou « virus orphelins humains cytopathogènes entériques »), isolés à partir d'excreta, doivent leur dénomination au fait qu'au début on n'avait trouvé aucune maladie dont on aurait pu avec certitude les rendre responsables. Mais on sait maintenant que certains d'entre eux provoquent des méningites, des grippes saisonnières et des maladies avec rash.

Les Rhinovirus, ou virus du rhume banal, présentent les caractères structuraux des Picornavirus ; on en connaît au moins 45 sérotypes. On peut les isoler des voies respiratoires supérieures ; ils ne se cultivent que dans des cellules humaines diploïdes.

On a également isolé d'innombrables Entérovirus et Rhinovirus chez les animaux. Le plus important d'entre eux est le virus de la fièvre aphteuse des Bovidés, responsable de graves épidémies épizootiques chez les bovins ; il est transmissible au mouton, au chien et au porc. D'autres Picornavirus pathogènes pour les animaux sont ceux du groupe Columbia SK (souches MM, EMC, Mengo, etc.), qui sont à l'origine de paralysies, d'encéphalites et de myocardites chez les Primates, le cobaye et le rat blanc. Il semble qu'ils soient rarement pathogènes pour l'homme.

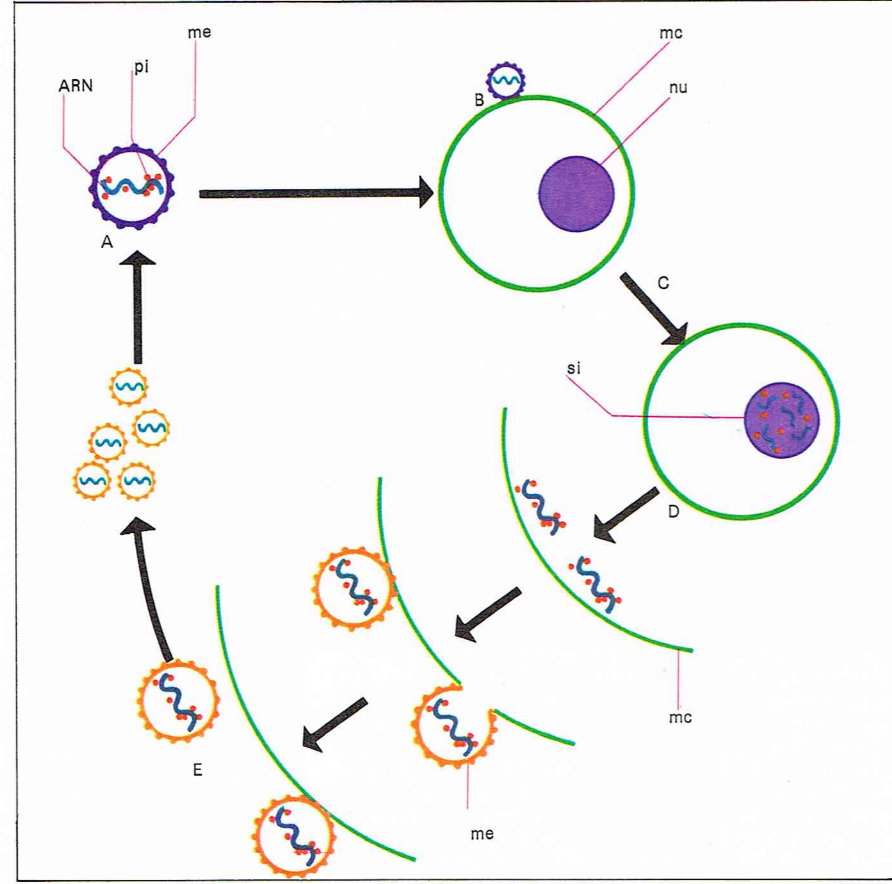
Certains virus des végétaux, comme celui de la mosaïque du navet et celui du flétrissement de la tomate, ont des caractères structuraux qui semblent les rapprocher de ce groupe.

Rhabdovirus

Le groupe des Rhabdovirus est caractérisé par un aspect strié de la capside, hérissée de spicules irrégulièrement distribués, de forme conique ou tronconique, renfermant à l'intérieur d'une double enveloppe un tore d'ARN. Ils présentent donc une morphologie assez différente de celle des Myxovirus, auxquels ces virus avaient été primitivement rattachés en raison de leur ARN et de leur sensibilité à l'éther.

Le principal virus du groupe est évidemment celui de la rage, virus séculairement redouté qui n'épargne aucun Mammifère. Ce sont les chiens, les loups et les renards qui sont les principaux vecteurs de la maladie et qui, par la morsure d'autres animaux (Bovidés, chats, chiens), atteignent l'homme quand la rage les rend furieux ; la transmission se fait par la salive, très exceptionnellement par la voie pulmonaire (cas de la rage des chauves-souris). L'infection rabique est toujours mortelle ; elle se traduit par une encéphalite avec destruction des cellules nerveuses du névraxe.

▲ ***A gauche, de haut en bas, photomicrographies électroniques d'une particule de* Poliovirus *fortement contrastée (× 600 000) ; la même particule avec indication du losange central et de deux axes nettement distincts de symétrie 5 ; une particule d'un virus* ECHO 24, *fortement contrastée (× 750 000) ; la même particule virale avec indication du losange central et de deux axes de symétrie (d'après Mayor et Jamison). Au centre, photomicrographie électronique d'une suspension purifiée de* virus Polio *(× 141 000). A droite,* virus de la poliomyélite, *vu au microscope électronique (× 50 000) dans la suspension utilisée pour la préparation du vaccin contre la susdite maladie (d'après Lépine).***



I.G.D.A.

▲ *Représentation schématique du cycle d'un* Myxovirus *typique (virus de la grippe); A, particule pathogène du virus de la grippe (me, membrane externe; pi, protéine interne); B, le virus se fixe à la cellule (mc, membrane cellulaire; nu, noyau; C, multiplication de l'*ARN *à l'intérieur du noyau cellulaire (si, synthèse de la protéine interne du noyau); D, migration de l'ensemble* ARN-*protéine interne vers la membrane cellulaire (mc, membrane cellulaire; me, membrane externe du virus); E, détachement de la particule virale complète (d'après Watson, modifié par Zanichelli).*

La relative longueur de la période d'incubation de la rage (sauf en cas de morsures multiples et à la tête) fut mise à profit par Pasteur pour protéger les sujets mordus, grâce au vaccin antirabique. Ce dernier a subi de très nombreux perfectionnements. La moelle de lapin a depuis longtemps été abandonnée au profit de l'encéphale d'animaux adultes (moutons, chèvres) puis de nouveau-nés (souris, rats). Enfin, plus récemment, des vaccins de culture, ne renfermant aucune trace de système nerveux, ont été mis au point.

Le virus rabique pousse lentement (en culture cellulaire) dans différents types de cellules (humaines diploïdes, d'embryon de veau, etc.) ainsi que, dans une certaine mesure, dans les œufs embryonnés de poule et de canard infectés à un stade précoce de leur évolution. Le virus rabique produit dans l'encéphale des animaux enragés des inclusions cytoplasmiques typiques (corps de Négri); toutefois, à un stade plus précoce, sa présence peut être déterminée par les méthodes d'immunofluorescence, grâce à la fixation sur les cellules infectées d'une immuno-globuline spécifique conjuguée avec un sel fluorescent.

Outre le virus de la rage, on rencontre dans le groupe des Rhabdovirus, qui ne cesse de croître, des virus assez différents, comme celui de la stomatite vésiculeuse des Bovidés, l'agent sigma responsable de la sensibilité de la drosophile au gaz carbonique, héréditairement transmise chez cette espèce, et l'agent de l'hépato-pancréatite hémorragique des truites. Les connaissances sur ce groupe de virus très particuliers sont en constante et rapide évolution.

Myxovirus

On nomme ainsi ces virus en raison des affinités qu'ils présentent pour les substances de nature muco-protidique qui sont attachées à la surface des cellules et des hématies. Ils sont caractérisés par une symétrie hélicoïdale et par un ARN monocaténaire. Ils présentent dans la cellule infectée un cycle complexe : ils sont synthétisés pour partie dans le noyau et pour partie dans le cytoplasme. Ces virus achèvent leur développement par la fusion de leurs divers composants au moment de leur libération. On en a décrit des formes filamenteuses et des formes sphériques.

Les virus de la grippe sont les plus importants du groupe. Leur étude systématique a commencé en 1933 avec les travaux de Smith, Andrews et Laidlow, qui ont instillé dans le nez du furet du mucus provenant de grippés, permettant ainsi la transmission en série du virus. On peut cultiver ces virus dans des œufs embryonnés de poule. Ils présentent deux particularités remarquables. D'abord, ils subissent des mutations spontanées périodiques; ainsi, les souches isolées à différents moments présentent des variations de leur structure antigénique, qu'on peut déceler par des tests de déviation du complément et d'inhibition de l'hémagglutination. Les mutants connus jusqu'à présent sont rassemblés dans les groupes A (sous-groupes : A', A_1, A_2), B et C. Le second caractère d'importance est la rapidité avec laquelle ils se répandent chaque année, donnant périodiquement des pandémies (épidémies étendues à de très importants groupements humains et occasionnellement au monde entier). La facilité de leurs mutations rend assez problématique la préparation d'un vaccin totalement efficace; on tente de surmonter cet obstacle par des vaccins polyvalents préparés à partir des mutants connus les plus récents.

Parmi les Myxovirus grippaux des animaux, nous citerons le virus de la grippe porcine, avec ses sous-types de la grippe équine, et les virus de la peste aviaire *(fowl plague)*.

Paramyxovirus

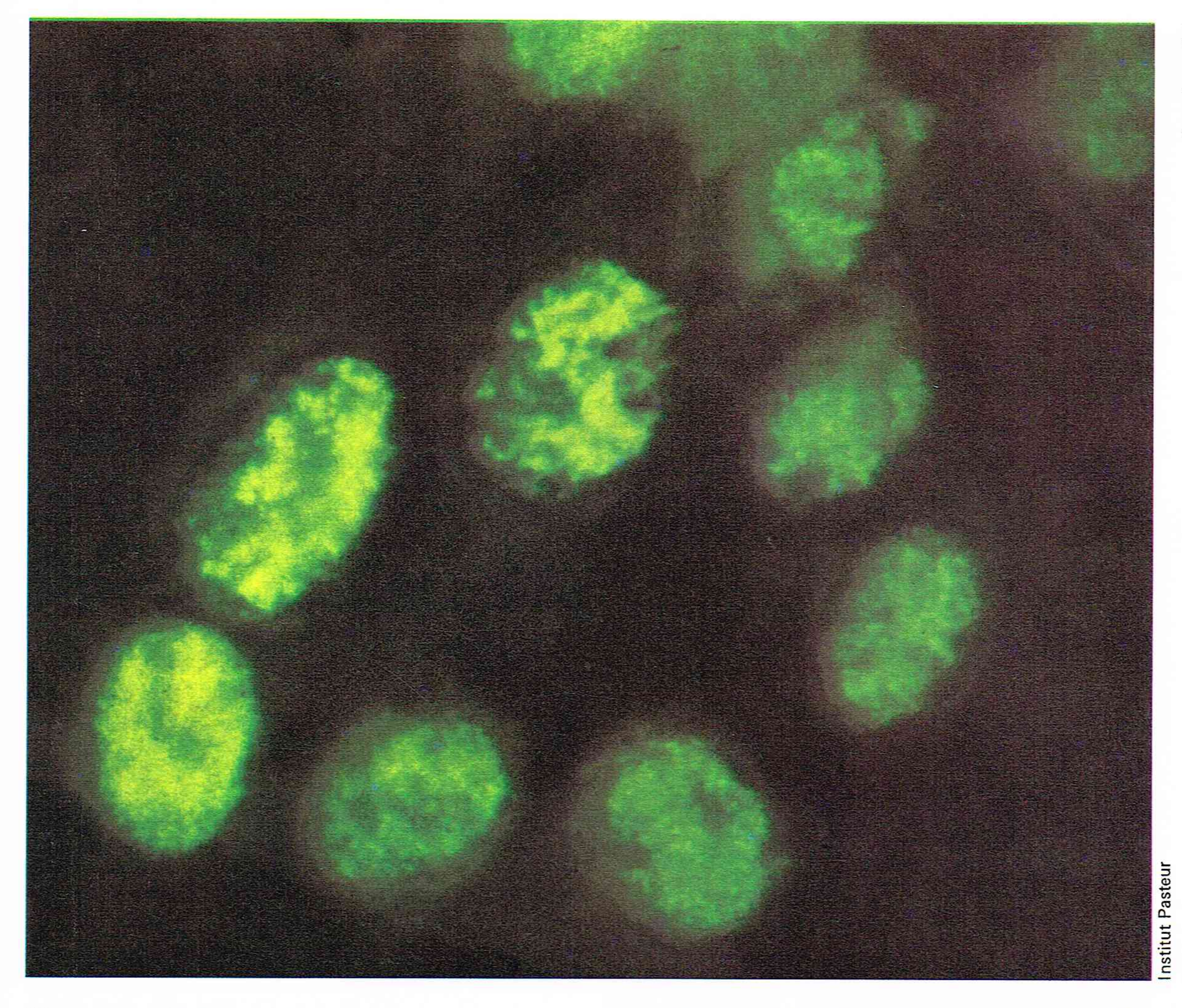
Ces virus sont proches des Myxovirus, dont ils présentent la symétrie hélicoïdale, la possession d'un péplos, la maturation dans le cytoplasme et la sensibilité à l'éther. Ils en diffèrent par une plus grande taille, un diamètre double de l'hélice d'ARN, et par leur structure antigénique. Ils ne provoquent pas de dégénérescence des cellules infectées, mais l'apparition de syncytiums et d'inclusions cytoplasmatiques. Ils sont hémagglutinants et hémadsorbants (c'est-à-dire que les hématies sont agglutinées par les unités virales libres et qu'elles sont fixées à la surface de cellules infectées).

Ce groupe comprend des agents d'importantes maladies humaines, comme le virus de la parotidite épidémique ou des oreillons, le virus de la rougeole, les virus paragrippaux (1, 2, 3, 4 et 5), et les virus respiratoires syncytiaux qui provoquent des bronchites et des broncho-pneumonies infantiles.

Parmi les Paramyxovirus des animaux, citons le NDV, ou virus de la pseudo-peste aviaire (maladie de Newcastle des volailles), le virus de la maladie de Carré des chiens (proche du virus humain de la rougeole), le virus de la peste bovine, le virus de la peste porcine africaine (qui a causé de grandes pertes en Europe vers 1957), le virus de la diarrhée bovine, ainsi que ceux de la maladie des muqueuses et de la peste porcine *(hog cholera virus)*.


M. Pitzurra

▶ Virus de la grippe *de type A, tiré d'une culture dans un œuf embryonné de poule (liquide amniotique); la présence de longs filaments indique qu'il s'agit d'une souche récemment isolée, ayant conservé une virulence élevée (d'après Lépine).*



Institut Pasteur

◀ *Mise en évidence du* **virus SV_{40}** *dans le noyau; tumorigène chez le hamster et la souris, ce virus est bien toléré par les singes.*

Virus oncogènes, ou Oncornavirus, et virus leucémogènes

Une tumeur est une prolifération cellulaire, illimitée et incontrôlée par l'organisme. Les virus oncogènes (du grec *onkos,* masse) sont ceux qui induisent la formation de tumeurs. Nombre de virus, en particulier des Poxvirus et des Papovavirus, sont capables d'induire chez l'animal la formation de tumeurs localisées, temporaires, non extensives, qui ne sont pas des cancers. Quelques-uns de ces virus provoquent au contraire des tumeurs qui font preuve de malignité : ce sont des cancers. Rappelons que la malignité d'une tumeur est caractérisée par trois phénomènes :

— l'extension progressive sur place avec envahissement et propagation aux tissus voisins;

— la transformation des cellules normales, qui perdent leurs caractères de différenciation (épithéliale, glandulaire, etc.) et acquièrent un caractère anarchique et prolifératif, avec apparition de mitoses anormales dans les cellules cancérisées;

— la migration des cellules pathologiques par les voies lymphatiques et l'apparition, dans des organes n'ayant rien de commun avec l'organe où est apparue la tumeur originelle, de métastases à distance, où les tumeurs secondaires conservent le type histologique de la tumeur primitive.

Des mutations tumorales, bénignes ou malignes, peuvent être provoquées artificiellement chez les animaux, par différents moyens physiques (radiations ionisantes), chimiques (goudron et hydrocarbures cancérigènes) et biologiques (virus). Ces derniers sont les plus prometteurs du point de vue expérimental.

Le nombre des agents viraux connus responsables de tumeurs et de leucémies croît sans cesse, surtout en ce qui concerne les poules, les rats et les hamsters, chez qui la relation entre les tumeurs et les virus est certaine. Il semblerait logique qu'il en aille de même pour d'autres animaux et pour l'homme. Toutefois, jusqu'à présent, mis à part le virus du papillome (la verrue), du groupe des Papovavirus, et le virus du *molluscum contagiosum* (acné varioliforme) du groupe des Poxvirus, on n'a pu isoler aucun autre virus des processus néoplasiques humains. On a évoqué le virus EB d'Epstein-Barr, présent dans le lymphome de Burkitt; mais sa responsabilité dans le développement des tumeurs reste à

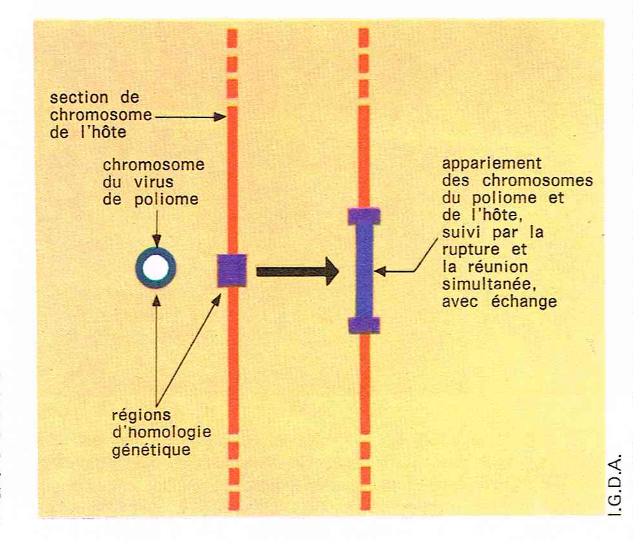
▼ *Virions de l'acné varioliforme ou* **molluscum contagiosum** *: ce virus appartient au groupe des Poxvirus.*



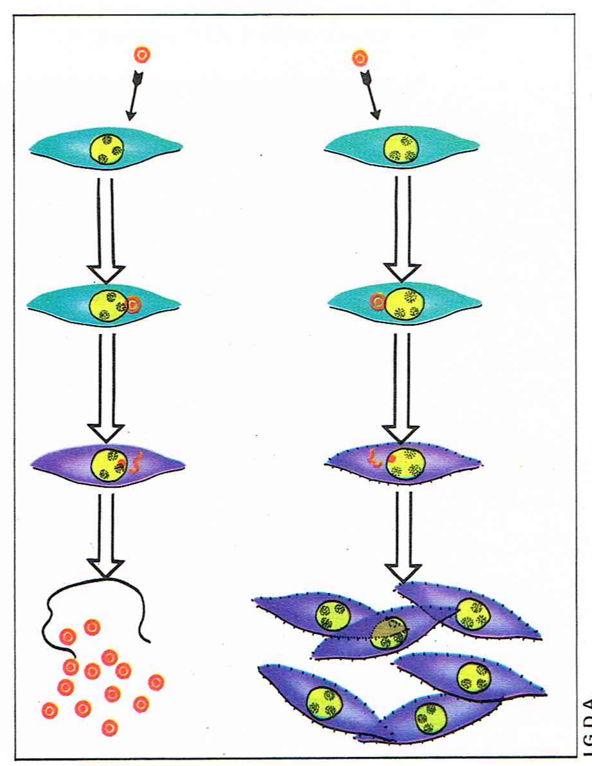
C.N.R.I.

démontrer. Cela ne signifie pas, loin de là, que l'étiologie virale soit à exclure. La raison de ces échecs est peut-être l'impossibilité de réaliser chez l'homme les expériences qui ont donné des résultats chez les animaux inférieurs : en effet, ces travaux ont été réalisés *in vivo,* à peu près uniquement sur des nouveau-nés, en observant des lignées animales au stock chromosomique identique, obtenues par des croisements répétés entre membres d'une même portée.

D'autre part, l'étude des virus est fort utile pour l'approche de la solution. En effet, la mutation d'une cellule normale en cellule anormale se fait par modification de la composition d'un ou de plusieurs gènes. On a calculé que, dans chaque cellule, le nombre des gènes distribués dans l'ensemble des chromosomes atteint le million. Les agents physiques et chimiques ne laissent pas de trace après leur intervention, et on ne voit pas comment trouver le gène sur lequel ils ont agi. Avec les virus, il n'en est pas de même : ce sont des agents de petite taille, dont la structure est de plus en plus connue; le nombre de gènes dont ils sont pourvus est limité. Dans une cellule transformée par un virus oncogène, la possibilité d'explorer son génome est discernable; d'où l'espoir que, dans les prochaines années, on pourra identifier d'après eux le point vulnérable de la cellule.



▶ *Schéma du mode d'intégration d'un chromosome circulaire du virus Poliome à un chromosome de l'hôte (d'après Watson redessiné par Zanichelli).*



▶ *L'invasion d'une cellule par un virus oncogène peut aboutir à deux résultats différents : une néo-formation tumorale ou l'apparition d'une cellule transformée. Dans le premier cas, les particules virales mobilisent les mécanismes de synthèse cellulaire, en induisant la multiplication de nouvelles particules : parfois la cellule meurt, en libérant les particules. Dans le second cas, la cellule se reproduit de manière illimitée : dans la cellule transformée, on observe de nouvelles propriétés (en violet) et l'apparition de nouveaux antigènes virus-spécifiques.*

Il s'agirait là d'un grand progrès dans la lutte contre les tumeurs. De plus, si l'on pouvait vérifier qu'il s'agit bien d'un virus provoquant une tumeur donnée, on aurait l'espoir de mettre en œuvre des méthodes immunologiques classiques. Chez les animaux, il a été possible, en plus d'un cas, de provoquer grâce à la vaccination une résistance envers des maladies néoplasiques d'origine virale. On en est encore loin chez l'homme.

Nous avons cité les plus importants virus tumorigènes des animaux supérieurs et de l'homme. Pour en donner une vue d'ensemble, rappelons qu'ils sont divisés en deux groupes : les virus à ADN et les virus à ARN. Les premiers se multiplient dans le noyau de la cellule, alors que les représentants du groupe des Poxvirus se multiplient dans le cytoplasme.

Habituellement, ils ne sont plus décelables ni isolables quand ils ont provoqué la mutation oncogène. Les virus tumorigènes à ARN se multiplient toujours dans le cytoplasme, et continuent à être produits abondamment par les cellules transformées (surtout dans le cas des virus leucémogènes aviaires). Dans les cellules modifiées se forment des antigènes nouveaux, spécifiques, différents de ceux de la capside virale : ils représentent la manifestation des changements intervenant dans la cellule; leur détection est très utile pour l'étude de la tumeur. Il arrive que les virus tumorigènes se montrent tels expérimentalement, et non dans la nature : c'est le cas du virus des singes SV_{40}, découvert par hasard dans des cultures de reins de singes, au cours de la préparation des vaccins antipoliomyélitiques. Tumorigène chez le hamster et la souris, ce virus est bien toléré par les singes, et l'on ne connaît pas de tumeurs spontanées à virus SV_{40}.

Dans d'autres cas, le virus a été isolé chez des animaux déjà atteints de tumeurs : c'est le cas du virus du poliome (virus SE), isolé en 1957 par Stewart et Eddy chez des rats atteints d'une tumeur des glandes parotides. Le virus du poliome est lytique et modificateur des cellules d'embryons de rats. Il provoque, par ailleurs, des tumeurs chez diverses espèces animales. Parmi les virus à ARN, citons celui de la leucémie du rat, isolé par Gross chez un animal atteint de leucémie induite par les rayons X. Les centres de recherche sur le cancer concentrent aujourd'hui leurs efforts, entre autres, dans le domaine des tumeurs induites par les virus.

Parmi les recherches sur les virus qui provoquent des tumeurs cancéreuses, celles qui portent sur les virus induisant des leucémies, ou virus leucémogènes, présentent un intérêt particulier qui est dû, pour une partie, à l'étroite analogie existant entre les leucémies des Mammifères et celles que l'on observe chez l'homme : la possibilité d'expérimenter sur l'animal a ouvert dans ce domaine des perspectives nouvelles.

On a isolé, chez les Oiseaux et chez les Mammifères, de nombreux virus pouvant induire la prolifération anormale des cellules immatures qui se transforment en hématies et en globules blancs. Bien des caractères de ces virus, surtout de ceux qui sont responsables des leucémies murines, nous sont encore inconnus, bien que certaines caractéristiques, comme la présence d'un péplos, la possession d'ARN et la sensibilité à l'éther, les rapprochent des Myxovirus.

Le premier découvert a été le virus du sarcome de Rous des Gallinacés (1910); par greffe, il provoque des sarcomes chez les Oiseaux de tous âges, mais ne se transmet spontanément qu'aux jeunes poulets. Pour devenir pathogène, il a besoin de la présence d'autres virus (*helper virus* des Anglo-Saxons, ou virus adjuvant), dont il exploite le génome en vue des indispensables synthèses protéiques de sa capside.

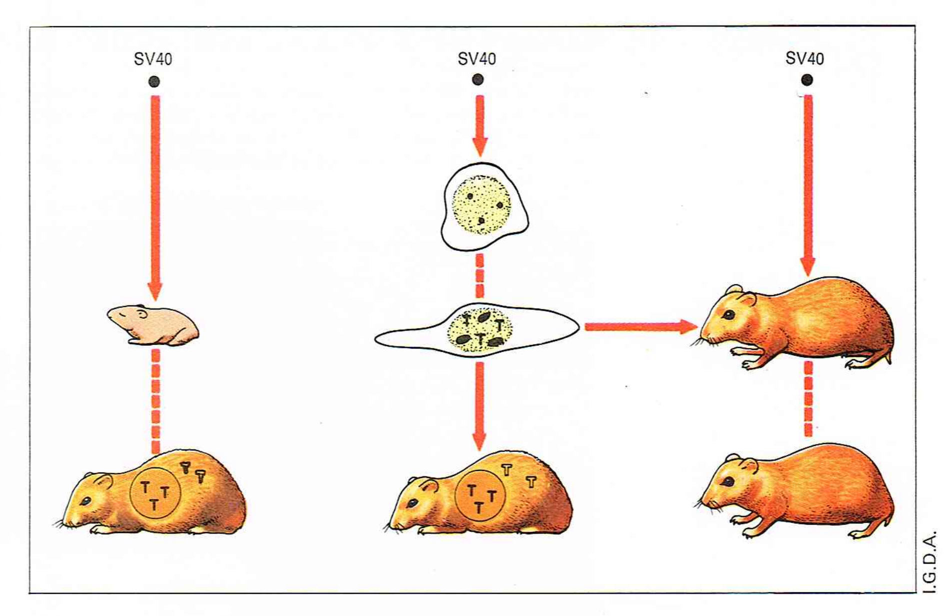
Les leucémies des poules (et en général les leucémies, ou leucoses aviaires) présentent plusieurs variétés cliniques. La plus courante est la leuco-érythroblastose, dans laquelle toutes les cellules du sang sont atteintes (rappelons que chez les Oiseaux les hématies sont des cellules nucléées); on rencontre également des myéloblastoses et des lymphomatoses, où la multiplication pathologique atteint surtout les myéloblastes ou les cellules lymphatiques. L'inoculation du virus dans l'œuf en incubation ou à de très jeunes Oiseaux d'une espèce voisine (des canards par exemple) entraîne des modifications du type clinique observé (formes hémorragiques, formes hépatiques, tumeurs osseuses). Dans tous les cas, la concentration de virus est élevée dans le

sang, et tous les virus que l'on peut isoler dans ces différentes leucoses présentent une parenté évidente avec les virus du sarcome de Rous. On peut même, au cours d'expériences délicates, passer d'un type de virus à l'autre.

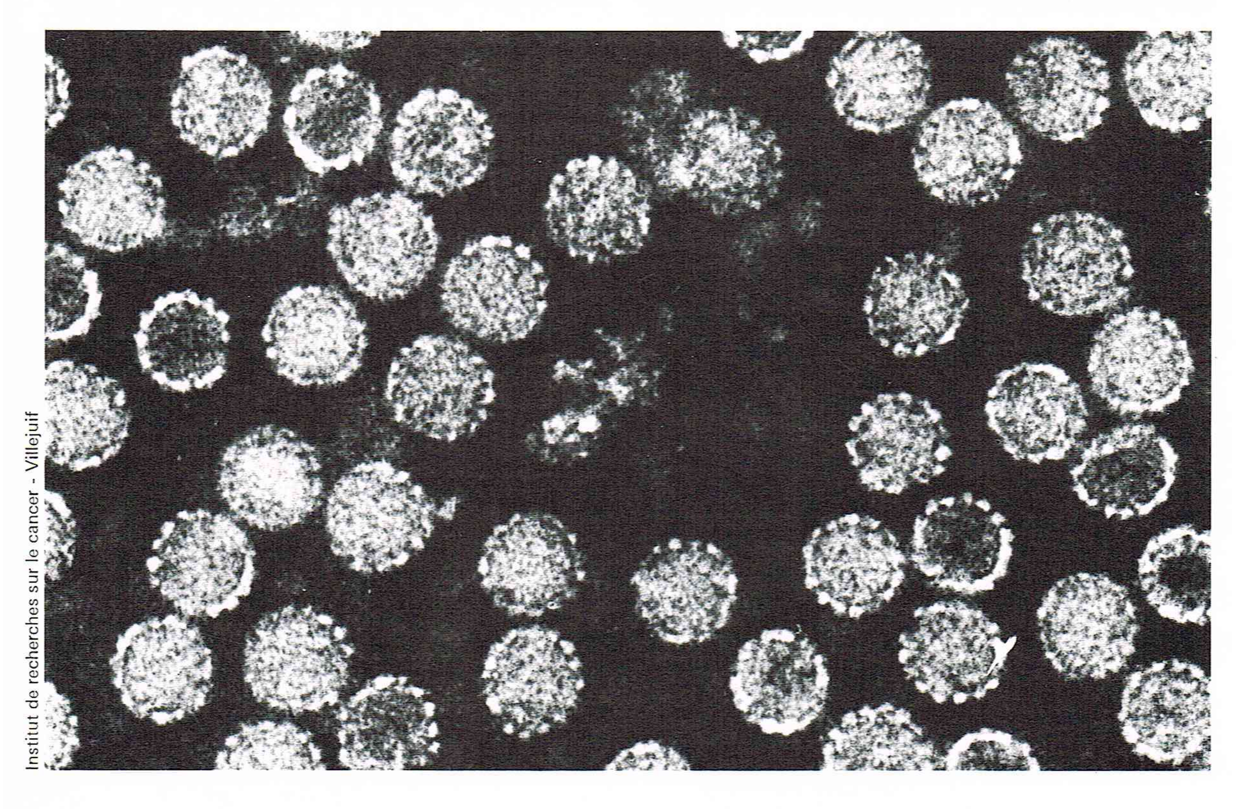
Après les virus des Oiseaux, certaines tumeurs des lapins ont donné lieu à d'intéressantes recherches. Les virus des lapins sont essentiellement constitués par deux types de virus : d'une part, le groupe du myxofibrome, apparenté aux varioles animales, avec une taille de 220 nm et dont l'acide nucléique est un ARN ; d'autre part, le groupe des papillomes (Papovavirus) dont le plus connu est le papillome de Shope, dont le virus mesure 27 à 30 nm de diamètre, avec un ADN pour acide nucléique. C'est sur ce dernier type de virus que les recherches les plus intéressantes ont été réalisées, car son comportement est très variable suivant qu'il infecte, spontanément ou expérimentalement, des lapins sauvages du continent américain du genre *Sylvilagus* (Shope, 1933) ou des lapins européens *(Oryctolagus)* : chez les premiers, le virus détermine un fibrome localisé, pigmenté, non adhérent aux plans profonds, indéfiniment transmissible et sans caractère malin ; par contre, si le même virus est inoculé à un lapin d'origine européenne, on voit se développer une tumeur en apparence semblable à celle du lapin sauvage mais non transmissible et ne renfermant pas de virus. Cette tumeur dégénère, se transforme en épithélioma, devient envahissante, donne des métastases et fait mourir le lapin d'un cancer. Ce cancer, comme toutes les tumeurs spontanées, n'est transmissible que par greffe, et non par filtrat ; cependant, malgré de nombreux passages de ce cancer de lapin domestique à d'autres lapins domestiques, les animaux chez qui il se développe voient apparaître dans leur sérum des anticorps qui neutralisent le virus du lapin sauvage américain ; cela montre qu'en s'intégrant au génome cellulaire du lapin domestique et en provoquant la mutation cancéreuse, un fragment spécifique de l'ADN du lapin sauvage reste accroché à l'appareil chromosomien du lapin et demeure capable d'induire la présence d'anticorps.

Après les tumeurs du lapin, le matériel de recherche le plus précieux pour les virologistes et pour les cancérologues a été constitué par les tumeurs de la souris. La première étudiée fut l'adénocarcinome mammaire de la souris, tumeur transmissible de la glande mammaire. On sait actuellement que l'agent est un virus, transmis lors de la naissance par l'allaitement maternel et qui, pour se développer beaucoup plus tard, a besoin d'un facteur hormonal (la tumeur n'apparaît pas chez les souris castrées, et on peut la faire apparaître chez les mâles en les traitant par la folliculine).

Outre l'adénocarcinome mammaire, les leucémies de la souris ont permis de faire de grands progrès dans l'étude des virus tumorigènes. Certaines souris sont spontanément atteintes de leucémie dont le type histologique et l'évolution sont identiques aux leucémies spontanées des autres animaux, y compris l'homme. La transmission de cette leucémie est facile à réaliser de souris à souris par injection de sang, à condition de s'adresser à des souris de même lignée génétique ; il s'agit alors d'une vulgaire transmission par greffe. En 1951, L. Gross a montré que si l'on utilise comme récepteur une souris d'une autre lignée génétique chez qui l'incidence spontanée de la leucémie ne dépasse pas 1 pour 6 000, on réussit la transmission de la leucémie à partir de la lignée AK spontanément atteinte, à condition d'injecter dès la naissance le sang de la souris leucémique à une souris d'une autre lignée. Mieux encore, si l'on prend des organes empruntés à des souris normales (non encore leucémiques) de la lignée à haute incidence de leucémie spontanée, en les broyant et en les filtrant, l'injection



▲ ***Schéma des possibilités de vaccination contre les tumeurs à virus. Hamsters inoculés par le virus SV$_{40}$ (à gauche) ; ceux-ci sont atteints d'une tumeur et possèdent un antigène spécifique (T). Au centre, des cellules de hamster, en culture, infectées par le SV$_{40}$ et inoculées chez le hamster, provoquent une tumeur et la formation d'antigènes. A droite, hamsters traités préalablement par le virus SV$_{40}$; ces animaux deviennent alors résistants à l'implantation de cellules transformées (d'après Rapp et Melnick).***



◀ ***Photomicrographie électronique (× 40 000) de virus SV$_{40}$.***

du filtrat à des souris nouveau-nées d'une lignée normalement résistante détermine dans près de 80 % des cas une leucémie au bout de plusieurs mois; cette leucémie, contrairement aux leucémies greffées, devient spontanément transmissible dans la proportion de 50 % aux générations suivantes de la lignée ainsi artificiellement infectée.

C'est encore à partir de matériel provenant de la souris que Sarah Stewart a isolé, en 1965, le virus du polyome, fréquemment associé au virus de la leucémie; ce virus cause une prodigieuse variété de types de tumeur chez la souris, allant des sarcomes aux épithéliomas; il est également transmissible au hamster et au rat.

Toutes ces expériences montrent que la totalité des cancers transmissibles de l'animal qui ont pu être étudiés jusqu'ici est conditionnée par la présence d'un virus, agent principal de la mutation cancérogène. Mais la présence du virus n'est pas à elle seule déterminante; dans l'apparition de la tumeur, il faut tenir compte des facteurs de provocation génétiques, hormonaux ou extérieurs, tels que les irradiations ou les agents cancérogènes (dibenzantracène, benzopyrène), dont on connaît depuis longtemps l'action provocatrice sur l'apparition des cancers.

Une fois la mutation cellulaire obtenue, c'est-à-dire la cellule transformée, il n'est pas nécessaire que le virus persiste dans les tissus néoplasiques; sa détection y est de ce fait toujours très difficile, et l'on a recours, pour retrouver sa trace, à la recherche des antigènes tumoraux détectables par des réactions sérologiques.

Dans le cas où l'agent cancérogène est un virus à ADN, on comprend aisément que le virus transformant agit par intégration de l'ADN viral au génome cellulaire, ce qui peut rendre héréditaire la transformation cellulaire; c'est le cas du papillome de Shope.

Dans le cas de l'infection d'une cellule par un Oncornavirus à ARN, on peut démontrer la transmission par les chromosomes des cellules mères aux cellules filles de l'information introduite dans la cellule par l'ARN viral. Mais comment cet ARN peut-il être intégré à l'hélice bicaténaire du chromosome? En 1964, Howard Temin a démontré que l'ARN se transforme en ADN, intégré sous forme de Provirus à l'ADN nucléaire. On a pu démontrer *in vitro* que l'ARN viral est transcrit en retour à l'état d'ADN par une enzyme associée au virion : c'est ce que l'on nomme la *transcriptase inverse*. L'ADN ainsi transcrit peut être intégré au génome cellulaire, auquel il transmet l'information génétique virale, conditionnant ainsi l'apparition de la descendance des cellules transformées. On a même pu calculer, d'après le nombre de bases existant sur les molécules bicaténaires d'un Papovavirus, la quantité d'information nécessaire pour induire la modification cancéreuse : le nombre de ces bases, soit environ 5 000, permet de spécifier 1 500 amino-acides, parmi lesquels un tiers environ contribuent à la formation de l'enveloppe protidique, qui ne joue aucun rôle dans la transformation cancéreuse de la cellule; seuls environ 1 200 amino-acides sont disponibles dans l'ADN pour aboutir, selon leur taille, à la formation de 4 à 8 molécules protidiques, correspondant au maximum des fonctions génétiques virales qui peuvent être impliquées dans la transformation cancéreuse de la cellule. En résumé, c'est donc une très petite fraction du génome viral qui est finalement responsable de l'apparition du cancer.

Toutes ces recherches, passionnantes, permettent de mieux cerner le problème du cancer, et aboutiront peut-être à sa solution.

Conclusion

Notre rapide étude de la virologie montre l'importance rapidement conquise par cette science nouvelle. D'un point de vue pratique, elle a permis, par le développement de méthodes efficaces de protection vaccinale, de réduire l'incidence de graves maladies qui menaçaient l'humanité : la variole, la fièvre jaune, la poliomyélyte, et bien d'autres, sont aujourd'hui contenues grâce aux progrès de la virologie. Mais il s'en faut de beaucoup que toutes les maladies virales aient été complètement étudiées et soient vaincues.

Parmi les recherches que l'on peut envisager dans les prochaines années se posent le problème des hépatites infectieuses (hépatite épidémique et hépatite sérique), dont la fréquence et la gravité ne cessent d'augmenter, celui des maladies virales à évolution lente, dont l'origine virale a pu récemment être démontrée mais qui sont encore loin d'être maîtrisées; dans ce groupe, figurent des maladies graves et progressives comme la sclérose cérébrale multiloculaire, le Kuru humain et la maladie de Kreutzfeldt-Jacob, ainsi que très probablement aussi la sclérose en plaques. Les travaux en cours devraient conduire rapidement à des progrès sensibles.

D'autre part, nous avons vu que l'étude des virus a été la clé permettant d'ouvrir le mécanisme du fonctionnement cellulaire. A ce titre, elle a apporté les méthodes les plus riches en résultats pour l'exploration fonctionnelle des mécanismes intimes de la cellule.

Discipline nouvelle et originale, la virologie est en évolution rapide : aucune branche des sciences n'a accompli autant de progrès au cours de la dernière décennie. Certes, les nombreux problèmes soulevés par la virologie n'ont pas tous été résolus. Il n'en demeure pas moins que les résultats acquis ont entièrement rénové nos connaissances et bouleversé jusqu'aux fondements de la biologie.

BIBLIOGRAPHIE

ADAMS M.H., *Bacteriophages,* Interscience Publishers, New York, 1959. - BERGEY D.H., *Manual of Determinative Bacteriology,* Williams and Wilkins, Baltimore, 1957. - BURNET F.M., *Principles of Animal Virology,* Academic Press, New York, 1960. - BURNET F.M., STANLEY M.M., *The Viruses,* t. I, II, III, Academic Press, New York-Londres, 1959. - COLTER J.S., ELLEM K.A.O., *Structure of the Viruses,* in *Ann. Re?. Microb.,* v. 15, 219, 1961. - CUNNINGHAM H.C., *A Laboratory Guide in Virology,* Burgess Publishing Company, Minneapolis, Minnesota, 1960. - DULBECCO R., *The Induction of Cancer by Viruses,* in *Scientific American,* 216, 28, avril 1967. - FULTON R.W., *Plant Virology,* Éd. Corbett M.K. et Sisler H.D., University of Florida Press, Gainesville, 1964. - GROSS L., *Oncogenic Viruses,* 2[e] éd., Pergamon Press, Londres, 1966. - HEATHER D.M., RICHARD M., *Morphology of Small Viral Particles and Subviral Components,* in *Progr. Medic. Virol.,* 8, 183, 1966. - HORNE R.M., WILDY P., *Virus Structure Revealed by Negative Staining,* in *Advanc. Virus Res.,* 10, 101, 1963. - HUMPHREY J.H., WHITE R.G., *Principi di immunologia,* in *Il Pensiero Scientifico Editore,* Rome, 1967. - JAWETZ E., JOSEPH L., MELNICK E., ADELBERG A., *Microbiologia Medica,* Éd. Piccini, Padoue, 1967. - LÉPINE P., *I Virus,* Ist. Sier. Mil. S. Belfanti, 1963. - LÉPINE P., *les Virus,* Coll. « Que sais-je? », 4[e] éd., Presses universitaires, Paris, 1973. - LÉPINE P., *Techniques de laboratoire en virologie humaine,* Masson & Cie, Paris, 1964. - LEVADITI C., LÉPINE P. et VERGE J., *les Ultravirus des maladies animales,* Librairie Maloine, Paris, 1949. - LOCKART L.R., *Recent Progress in Research on Interferons,* in *Progr. Med. Virol.,* 9, 451, Karger, New York, 1967. - LURIA S.E., *General Virology,* Wiley, New York, 1953. - MARAMOROSCH K., *Insect Viruses,* Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 1968. - MERCHANT D.J., MURPHY W.H., *Handbook of Cell and Organ Culture,* Burgess Publishing Company, Minneapolis Minnesota, 1960. - PENSO G., BALDUCCI D., *Le culture dei tessuti nella ricerca biologica,* in *Il Pensiero Scientifico Editore,* Rome, 1962. - RAPP F., MELNICK J.L., *The Footprints of Tumor Viruses,* in *Scientific American,* 214, 34, mars 1966. - RIVERS T.M. et HORSFALL F.L., *Viral and Rickettsial Infections of Man,* Lippincott, Philadelphie, 1959. - SMITH K.M., *Insect Virology,* Academic Press, New York-Londres, 1967. - WATSON J.D., *Biologia molecolare del gene,* Zanichelli, Bologne, 1967. - WILDY P., GINSBERG H.S., BRANDES J., MAURIN J., *Virus Classification* (Nomenclature and the International Committee on Nomenclature of Viruses), in *Progr. Med. Virol.,* 9, 476, Karger, New York, 1967. - WILLMER B.I., *Classificazione dei principali Gruppi di Virus umani ed animali,* Ist. Sier. Milanese, S. Belfanti, Milan, 1967. - WILLMER E.N., *Cells and Tissues in culture. Methods and Physiology,* Academic Press, Londres-New York, 1965. - WOOD B.W., EDGAR R.S., Building a Bacterial Virus, in *Scientific American,* 217, 60, 1967.

BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE DES BACTÉRIES

Techniques bactériologiques

Il n'est pas possible d'entreprendre l'étude des Bactéries, sans auparavant connaître les techniques qui permettent de protéger les milieux de culture, les liquides, les instruments expérimentaux divers des contaminations : la **stérilisation** est à la base de toutes les techniques bactériologiques.

Pour effectuer cette stérilisation, il existe plusieurs moyens : la chaleur, la filtration, les agents chimiques et les radiations.

— La *chaleur sèche* (flambage à air chaud) est peu efficace, puisque des températures de 170 °C doivent être maintenues au moins pendant 30 minutes; cette méthode est cependant très utilisée pour le matériel sec (matériel chirurgical, récipients vides).

La *stérilisation par la chaleur humide,* d'emploi plus général, convient non seulement pour les récipients, mais aussi pour les solutions et les milieux nutritifs. Les Champignons, la majorité des virus et les cellules végétatives des Bactéries pathogènes sont tués en quelques minutes à 50-60 °C; la plupart des spores des germes pathogènes ne résistent pas quelques minutes à 100 °C; cependant, l'autoclave permet d'atteindre des températures de 120 °C, nécessaires pour détruire des spores très résistantes (les spores de *Clostridium botulinum* sont tuées par un chauffage de 10 minutes à 120 °C).

De nombreux milieux de culture subissent une modification de leur constitution sous l'action de la chaleur : milieux au sérum, milieux sucrés ou contenant certaines vitamines. De plus, il peut être indispensable d'éliminer les cellules microbiennes d'un milieu sans le soumettre à la chaleur : isolement de toxines, d'enzymes, etc. Pour y parvenir, il est nécessaire de le faire passer à travers des filtres qui arrêtent tous les micro-organismes en donnant un liquide stérile. De nombreux dispositifs ont été utilisés. Ils sont de deux types : les bougies d'une part, les disques en verre ou les membranes filtrantes d'autre part.

— De nombreux *agents chimiques bactéricides* sont employés pour détruire toutes les cellules végétatives et les formes de résistance des micro-organismes. L'action bactéricide des *alcools aliphatiques* augmente avec la longueur de la chaîne jusqu'à 5-8 atomes de carbone. La présence d'eau est indispensable pour que l'alcool éthylique soit efficace (l'efficacité est la plus élevée vers 70 °C). Les *aldéhydes* (formaldéhyde ou formol) sont également des agents très actifs. Les *phénols,* connus depuis fort longtemps, sont encore d'un usage courant. Toutes les nouvelles molécules, à pouvoir bactéricide, sont définies par le coefficient phénol, qui correspond au rapport de la concentration minimale stérilisante du phénol (sous des conditions standards) à celle du



A. Rizzi

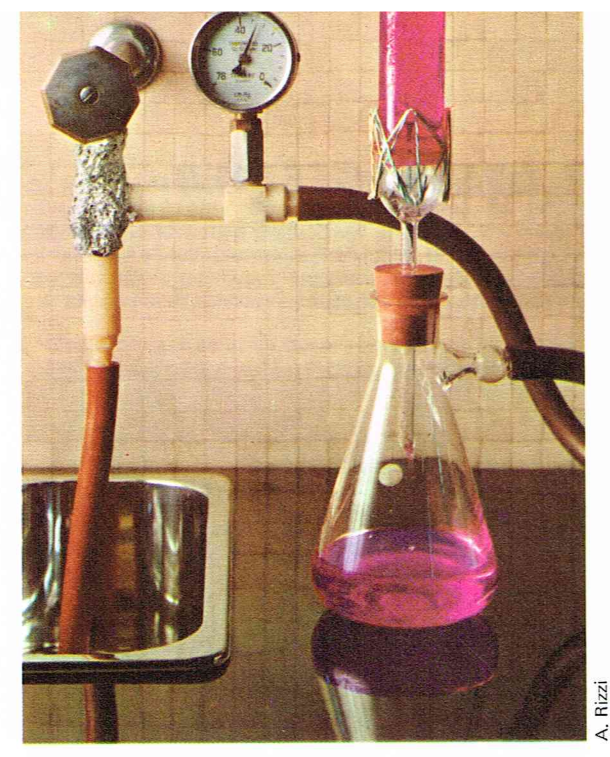
◀ ***Un autoclave; cet appareil utilise la stérilisation par la chaleur humide; il permet d'atteindre des températures de 120 °C.***



A. Rizzi

◀ ***Stérilisateur à chaleur sèche très utilisé pour le matériel chirurgical et les récipients vides (température 160 °C).***

▶ *Trois modes de filtration pour l'obtention de liquides stériles : à gauche, filtration à travers une membrane de collodion; au centre, à travers un verre poreux; à droite, page ci-contre, dispositif à la bougie.*



A. Rizzi

A. Rizzi

composé. L'halogénation du composé phénolique augmente le pouvoir bactéricide de la molécule.

L'*hexachlorophène* a défrayé la chronique il y a quelque temps. Excellent désinfectant, il est cependant toxique pour le système nerveux des Mammifères.

Les *agents tensio-actifs anioniques* ont comme partie hydrophile un sulfate (R—SO_4H) ou un sulfonate (R—SO_3H) ; les composés cationiques ont une amine substituée ou un groupe azoté hétérocyclique (pyridine). Contrairement aux composés anioniques, les détergents cationiques sont très bactéricides (chlorure de benzalkonium). Les chélateurs d'ions le sont également : par exemple, la 8-hydroxyquinoléine précipite les protéines. Les colorants dérivés du triphénylméthane (le violet gentiane, le vert malachite et les nitro-furanes) sont des antiseptiques à usage pharmaceutique.

Les *halogènes* (chlore, iode) sont universellement utilisés : hypochlorite de sodium, iode libre ou complexé (iodophore).

Des *gaz toxiques* sont souvent employés pour la désinfection gazeuse : oxyde d'éthylène, β propiolactone, oxyde de propylène, bromure de méthyle, ozone. Certaines molécules, telles que l'acide peracétique, se décomposent en libérant de l'oxygène natif bactéricide.

Les micro-organismes ne peuvent se développer dans les milieux environnants que s'ils trouvent à leur disposition de l'eau libre (aw) qu'ils pourront utiliser. L'apport de NaCl est une méthode très simple, couramment utilisée pour la conservation des aliments : une pression osmotique trop élevée a un effet bactériostatique.

— Depuis quelques années, on a préconisé l'utilisation des *radiations* pour la stérilisation de divers produits. Cette action des radiations X, γ ou β se heurte cependant au fait que, dans certains cas, les radiations agissent non seulement sur les germes, mais aussi sur les substrats, dont les qualités organoleptiques sont modifiées. Pour les Bactéries, la longueur d'onde la plus active dans l'ultraviolet est de 2 537 Å. A cette longueur d'onde, pour détruire 90 % de la population bactérienne présente, il faut de 11 000 à 197 000 ergs/cm^2. Les survivants ont un taux élevé de mutations, car c'est l'ADN qui absorbe surtout les radiations ultraviolettes (pic d'absorption maximal à 260 nm). L'irradiation aux UV permet d'ailleurs l'obtention des mutants fournissant des souches industrielles dont le rendement de biosynthèse est accru (mutant de *Penicillium chrysogenum* pour la pénicilline). Des Bactéries soumises à une irradiation aux UV et exposées à la lumière visible (4 360 Å pour *Streptomyces griseus,* 4 047 Å pour *Bacillus subtilis*) sont photoréactivées. Une enzyme répare alors les dégâts occasionnés à l'ADN. Les rayons X inhibent spécifiquement la synthèse d'enzymes inductibles (β galactosidase) et déclenchent des mutations par cassure des chromosomes. Ce type de rayonnement déclenche l'apparition de radicaux libres avec formation d'eau oxygénée et de peroxydes organiques. En atmosphère d'azote, il faut une dose de rayonnement trois fois supérieure pour obtenir le même résultat qu'en atmosphère d'oxygène. Des molécules réductrices (hydrosulfite, cystéine, composées à — SH) protègent contre ce type de rayonnement.

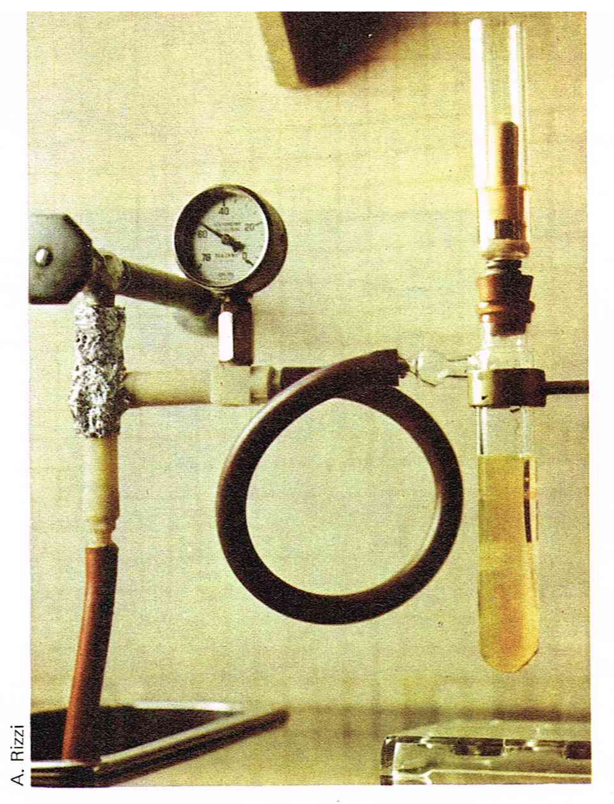
Les milieux de culture doivent apporter aux micro-organismes les substances qui sont indispensables pour leur croissance. On a tout d'abord pensé préparer des milieux avec des tissus animaux ou végétaux, pour se rapprocher le plus possible des conditions naturelles; ce sont des milieux complexes, qui s'opposent aux milieux synthétiques chimiquement définis.

Cependant, les Bactéries diffèrent beaucoup selon la nature des substances assimilables qu'elles exigent; il est nécessaire, avant d'entreprendre la culture d'une Bactérie donnée, d'étudier l'écologie de cette espèce. Le type physiologique (photolithotrophe, photo-organotrophe, chimiolithotrophe, chimio-organotrophe, paratrophe) pourra dans de nombreux cas être précisé et permettre d'élaborer la formule du substrat nutritif.



A. Rizzi

▶ *Container étanche pour la culture en anaérobiose.*


A. Rizzi

— Le carbone sera fourni sous forme de gaz carbonique ou de carbone organique (sucre par exemple);

— l'azote sera ajouté sous diverses formes : azote gazeux (fixateurs d'azote, comme les *Azotobacter*), sels ammoniacaux, nitrates ou azote organique (acides aminés, protéines) pour les Bactéries plus exigeantes;

— la plupart des Bactéries peuvent utiliser le soufre sous forme de sulfate et le phosphore sous forme de phosphate;

— les besoins en potassium, calcium, magnésium et fer seront assurés par divers sels minéraux;

— les oligo-éléments indispensables (Mo, Co, Mn, Zn, Cu, etc.) seront apportés en général sous forme d'impuretés par la source d'azote et les sels minéraux.

Il est souvent indispensable d'ajouter au milieu de culture des facteurs de croissance nécessaires pour que les Bactéries étudiées puissent se développer. Ces facteurs sont très variés et correspondent souvent à des molécules organiques que la cellule est incapable de synthétiser. Ainsi, l'acide thioctique est exigé par *Lactobacillus casei* et *Plectridium tetani;* l'acide folique est nécessaire pour que *L. casei* et *Streptococcus faecalis* se développent; la thiamine est un facteur de croissance pour *Staphylococcus aureus* et *Lactobacillus fermenti,* la riboflavine pour *Lactobacillus casei,* la vitamine B_{12} pour *Lactobacillus leichmanii,* la biotine pour *Lactobacillus arabinosus,* l'acide paraaminobenzoïque pour *Clostridium acetobutylicum.*

Toutes ces espèces peuvent être considérées comme des mutants biochimiques apparus au cours de l'évolution, car des espèces n'exigeant pas de telles molécules peuvent, après mutation provoquée par des agents divers, devenir auxotrophes, c'est-à-dire exigeantes vis-à-vis de telles substances.

Les milieux de culture devront satisfaire à certaines exigences bactériennes propres à chaque espèce. Les Bactéries se développent préférentiellement dans des milieux neutres ou légèrement basiques; les Bactéries lactiques croissent très bien dans un milieu acide (pH 4), et des Bactéries oxydant le soufre *(Thiobacillus)* supportent même des pH très bas, voisins de 0.

L'atmosphère avec laquelle est en contact le milieu nutritif est importante à considérer. Certains groupes bactériens sont aérobies stricts *(Micrococcus, Acetobacter, Nitrosomonas),* d'autres anaérobies facultatifs (Entérobactériacées); enfin, des anaérobies stricts ne supportent même pas des traces d'oxygène *(Clostridium, Desulfovibrio).* Il est cependant impossible de cultiver certains anaérobies dans l'atmosphère normale si le substrat est réducteur (présence de cystéine, de thioglycolate...). Certaines espèces hétérotrophes exigent des tensions en gaz carbonique très importantes (de 10 à 30 %); c'est le cas des *Brucella* (responsables de la fièvre de Malte).

Il est souvent nécessaire de solidifier les milieux de culture. A cet effet, diverses substances sont utilisées.

— La *gélose* est un polymère sulfaté de D galactose, extrait de diverses Algues; ce substrat, très utilisé, est rarement attaqué par les Bactéries.

— La *gélatine,* qui provient du collagène, est une protéine pauvre (absence de cystéine et de tryptophane); elle présente deux inconvénients : sa liquéfaction au-dessus de 22 °C (température ne permettant pas la croissance de nombreuses Bactéries) et son hydrolyse par des espèces variées de micro-organismes protéolytiques.

— Le *gel de silice* est un support inerte qui peut être imprégné par une solution nutritive; malheureusement, il ne peut être stérilisé à l'autoclave et son emploi est délicat.

La température d'incubation est un des facteurs les plus importants pour obtenir une bonne croissance microbienne. Certaines souches, dites *psychrophiles,* se développent à des températures inférieures à 10 °C, d'autres, *mésophiles,* ont une croissance optimale voisine de 30 °C. Quant aux *thermophiles,* elles ne se développent qu'à des températures supérieures à 40 °C.

Dans presque tous les milieux (air, eau, aliments, liquides biologiques), les micro-organismes ne vivent pas isolés : de nombreuses espèces établissent entre elles des relations de compétition, de symbiose, de commensalisme, etc. Pour identifier une souche pure et étudier sa physiologie, il est donc nécessaire de l'isoler des autres germes présents. Pour ce faire, il est évidemment possible de trier au micromanipulateur chaque cellule microbienne, mais ce travail est long, fastidieux et difficile, étant donné la petite taille des cellules.

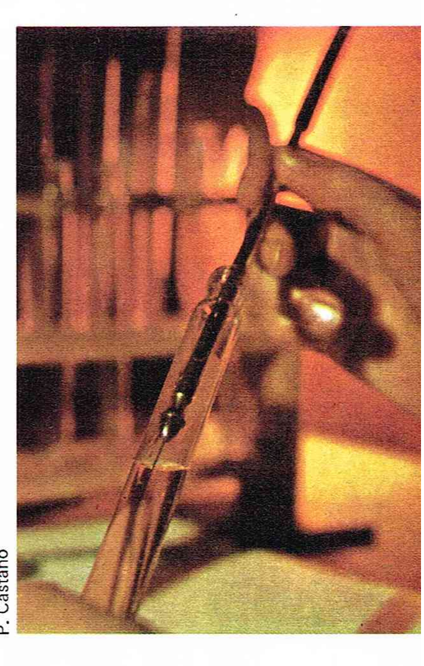
Diverses techniques d'isolement d'une souche ont été mises au point pour obtenir le même résultat.

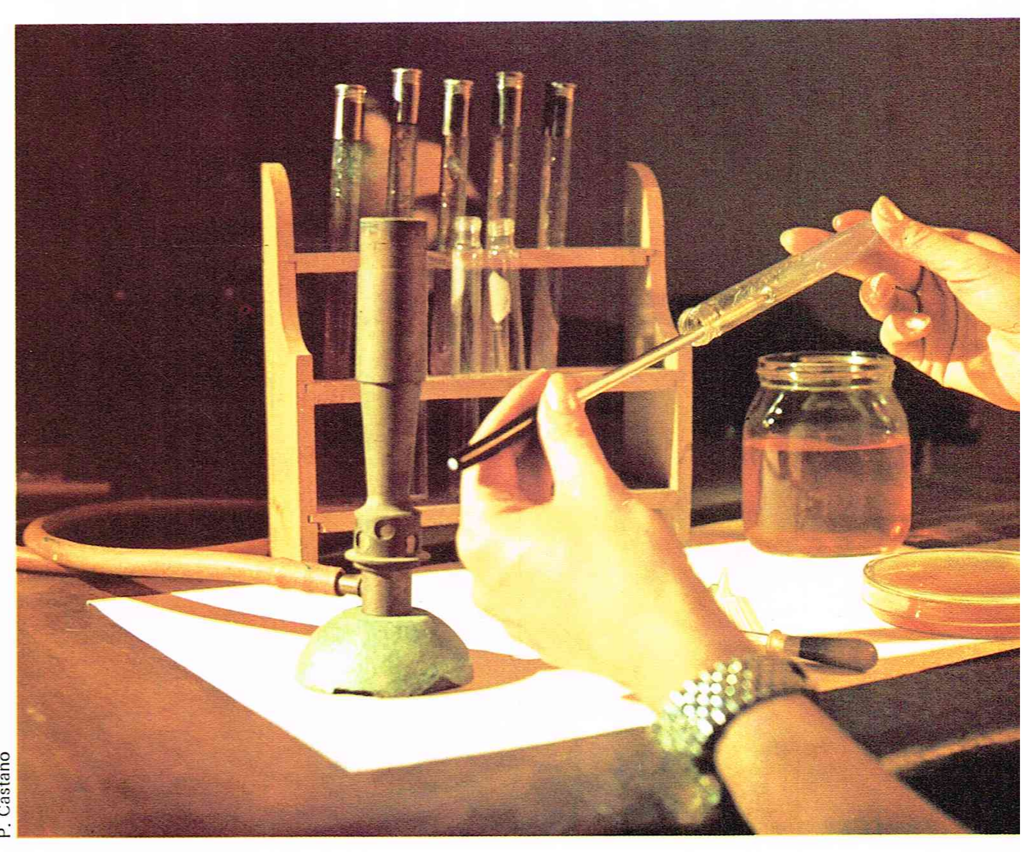
— *Méthode des dilutions :* le prélèvement originel est dilué dans un milieu liquide, en général dix fois à chaque stade. Dans le dernier tube où il y a croissance, on peut espérer avoir une population provenant d'une seule cellule initiale.

— *Méthode des stries :* à la surface d'un milieu nutritif gélosé solidifié dans une boîte de Pétri, le prélèvement est étalé à l'aide d'un fil à ensemencer (nichrome ou platine). Dans certaines zones, des colonies isolées les unes des autres proviennent d'une seule cellule bactérienne. Une culture pourra être obtenue après repiquage de la colonie isolée sur un substrat.

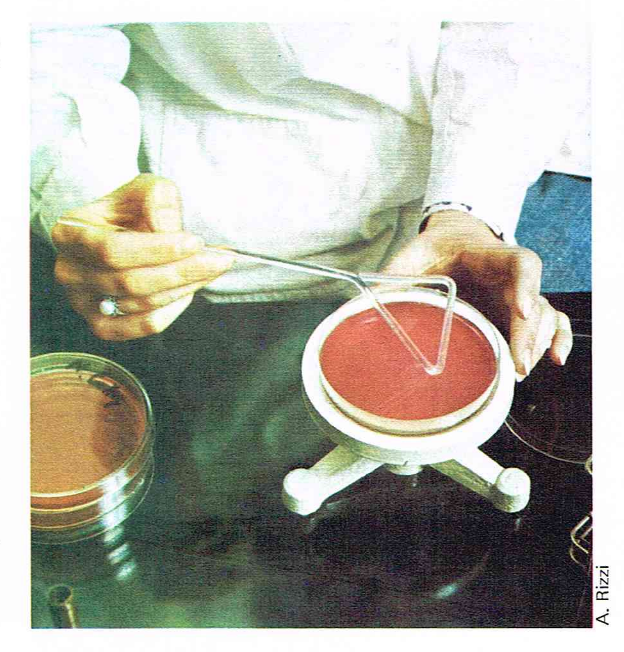
— *Méthode des milieux sélectifs :* la préparation des milieux sélectifs permettant d'obtenir la culture d'une

▼ ***Deux phases d'exécution de prélèvements de culture : en haut, manipulation dans un milieu liquide; en bas, manipulation dans un milieu gélosé.***


P. Castano


P. Castano

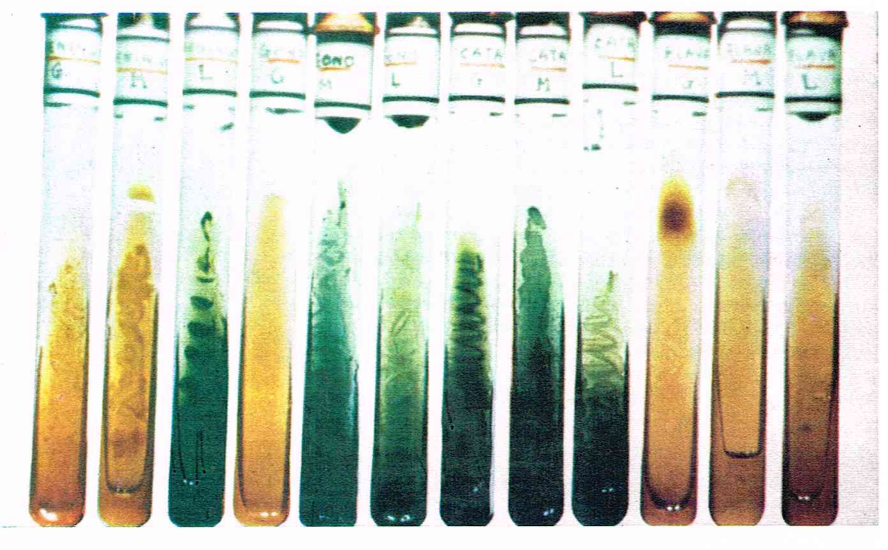
▸ Culture en boîte de Pétri. A gauche, mode d'inoculation avec étalement.



A. Rizzi

P. Castano

▾ Exemple de culture en tube à essais de plusieurs espèces de Neissériacées, à divers stades de développement et sur des substrats différents comme le montre la variété des colorations.



C.N.R.I. - Pr. Poutrel - Paris



A. Rizzi

▸ Culture en boîte de Pétri, permettant d'effectuer le dénombrement des germes.

espèce bactérienne isolée, à partir d'un mélange de germes, a permis à la bactériologie d'accomplir de grands progrès. La méthode la plus simple consiste essentiellement à utiliser un milieu de culture particulièrement favorable au germe que l'on veut isoler, dans lequel on introduit une substance bactériostatique, à concentration assez faible, pour entraver la culture des autres germes sans gêner celle de la Bactérie étudiée. Par exemple, les Entérobactériacées sont isolées sur le milieu de Mac Conkey, tandis que le milieu au désoxycholate-citrate-lactose est employé pour les *Salmonella;* les staphylocoques sont mis en évidence grâce aux milieux de Chapman ou de Baird-Parker, les streptocoques sur ceux de Barnes ou de Packer. En général, ces diverses techniques sont utilisées conjointement de manière à obtenir une culture pure, provenant théoriquement du développement d'une seule cellule bactérienne. Une telle souche est génétiquement homogène. Au cours de toute recherche bactériologique, il sera souvent indispensable de vérifier qu'aucun micro-organisme n'est venu souiller la culture lors des diverses manipulations. Les contrôles porteront sur les caractères morphologiques des colonies et des cellules, et sur les caractères biochimiques et biologiques qui devront tous correspondre à l'espèce type. En effet, même s'il n'y a pas contamination, la rapidité du pouvoir de multiplication des Bactéries augmente les probabilités d'apparition de mutants divers, dont les propriétés physiologiques sont parfois très différentes de celles correspondant à la souche originelle.

La croissance des Bactéries dans un bouillon de culture entraîne pratiquement toujours la formation d'un trouble. Ce trouble peut rester homogène ou disparaître pour faire place à un liquide clair avec un dépôt floconneux, glaireux, ou un voile en surface. Au contraire, à la surface du milieu solide, les Bactéries se développent en formant des colonies de taille, d'aspect et de formes divers. La morphologie des colonies peut donner de précieuses indications sur l'espèce bactérienne étudiée, mais il est toujours nécessaire de procéder à une observation microscopique des cellules bactériennes.

L'examen des Bactéries sans coloration, à l'état frais, fournit des renseignements sur la morphologie cellulaire et la mobilité des cellules. Cependant, pour plus ample information, après fixation à la chaleur, les frottis bactériens doivent être soumis à plusieurs types de colorations :

— coloration de Gram ;
— coloration de Ziehl Nielsen ;
— coloration au vert malachite pour la mise en évidence des spores ;
— coloration des capsules ;
— coloration des cils par la méthode de Leifson ;
— coloration des granulations cellulaires.

Les caractères physiologiques des Bactéries seront précisés à la suite de nombreux tests biochimiques :

— caractérisation du métabolisme des glucides : étude des produits de la fermentation avec ou sans production de gaz;
— détermination de l'activité protéolytique, action des Bactéries sur le lait;
— détermination de l'activité lipolytique, recherche des lécithinases (à partir du jaune d'œuf) ;
— détermination de l'activité réductrice de certaines espèces;
— recherche de l'indole;
— recherche de certaines enzymes : uréase, catalase, oxydase, β galactosidase, décarboxylases;
— mesure de la respiration;
— étude du pouvoir pathogène;
— détermination de la structure antigénique et de la sensibilité aux bactériophages.

La croissance bactérienne

La multiplication bactérienne se fait, dans la majorité des cas, par division binaire, dans de rares cas, par bourgeonnement *(Nitrobacter, Hyphomicrobium)*.

Deux grandeurs définissent une population microbienne :
— la *densité microbienne*, ou masse cellulaire;
— la *concentration cellulaire*, ou nombre de cellules.

La mesure de la croissance se fait soit par la méthode directe de dénombrement des germes par unité de volume (concentration cellulaire), soit par des méthodes indirectes (calcul de poids sec ou mesure de densité optique au spectrophotomètre).

Divers paramètres peuvent être définis :
— le *temps de génération* est le temps que met une Bactérie pour donner deux cellules filles;
— le *temps de croissance* représente le nombre de divisions par unité de temps. On peut le calculer pendant la période où les Bactéries se multiplient au rythme maximal :

Soit x_0 le nombre de cellules ensemencées;
après 1 génération,
on a un nombre de cellules $x_1 = 2\ x_0$;
après 2 générations,
on a un nombre de cellules $x_2 = 2 \times 2\ x_0 = 2^2\ x_0$;
après *n* générations,
on a un nombre de cellules $x_n = 2^n\ x_0$.
Si *r* est le taux de croissance, après un temps *t*, $n = rt$, et le nombre de cellules devient :

$$xt = 2^{rt}\ x_0$$

Les différentes étapes de la croissance d'une culture bactérienne dans un milieu liquide se traduisent par cinq phases distinctes :
— la phase de latence;
— la phase exponentielle;
— la phase de ralentissement;
— la phase stationnaire maximale;
— la phase de décroissance.

La phase de latence correspond à une croissance d'abord nulle, qui va progressivement s'accélérer; pendant ce temps, les cellules bactériennes repiquées dans un milieu neuf synthétisent les systèmes enzymatiques qui ont subi, dans les organismes à l'état non proliférant, des altérations progressives. La phase de latence est longue si les Bactéries de l'inoculum sont prises dans la phase stationnaire ou la phase de déclin. Pour réduire au minimum ce temps, il faut prélever l'inoculum en phase exponentielle dans le même milieu.

Le nombre de cellules ensemencées est également important à considérer : lorsqu'il est suffisant, des effets de stimulation réciproques sont possibles; lorsqu'il est trop élevé, des inhibitions peuvent apparaître (surtout s'il s'agit de spores ou d'organes de résistance). Dans ce cas, il faudra d'ailleurs tenir compte du temps indispensable à la germination proprement dite, laquelle ne pourra quelquefois être déclenchée qu'après un choc physique ou chimique (dormance).

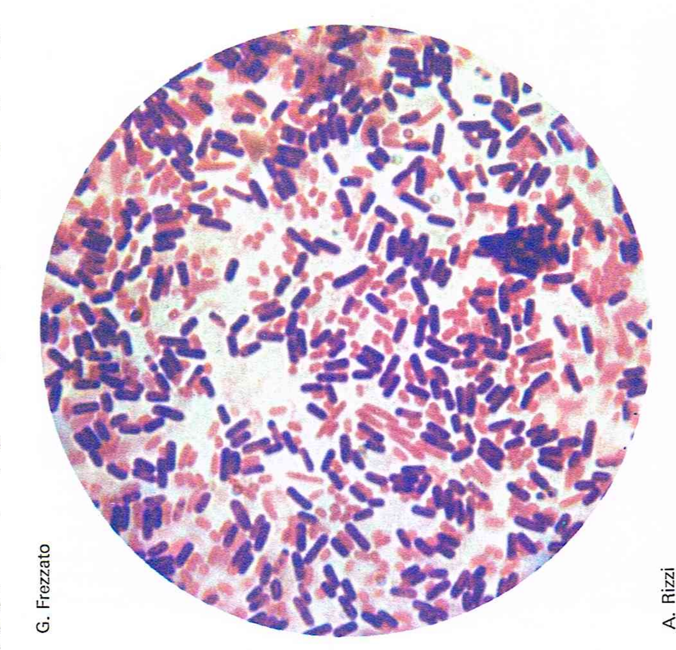
Les causes de latence qui viennent d'être décrites sont éliminées lorsqu'on emploie comme inoculum une préculture prélevée en phase exponentielle. Dans ce cas, les organismes transférés en milieu neuf de même composition reprennent immédiatement leur croissance exponentielle. Toutefois, si le transfert est fait dans un milieu nutritif de composition différente, on peut encore observer une phase de latence; celle-ci est due à une adaptation enzymatique, c'est-à-dire à la synthèse d'une ou plusieurs enzymes initialement absentes, et nécessaires pour que les Bactéries puissent métaboliser leur nouveau substrat.

Au cours de la phase de croissance exponentielle, toutes les cellules se divisent à un taux de croissance constant maximal et le taux de mortalité est nul. En coordonnées semi-logarithmiques, la courbe de croissance s'exprime graphiquement par une droite; l'équation est de la forme :

$$x^t = 2^{rt}\ x_0$$

Les conditions de développement optimal requises par les Bactéries et initialement présentes dans le milieu de culture varient au cours du temps. A un certain moment une des conditions nécessaires pour la croissance peut disparaître : la croissance s'arrête, le taux de croissance s'annule. Les facteurs responsables sont souvent de deux types : épuisement du milieu et accumulation de produits toxiques du métabolisme.

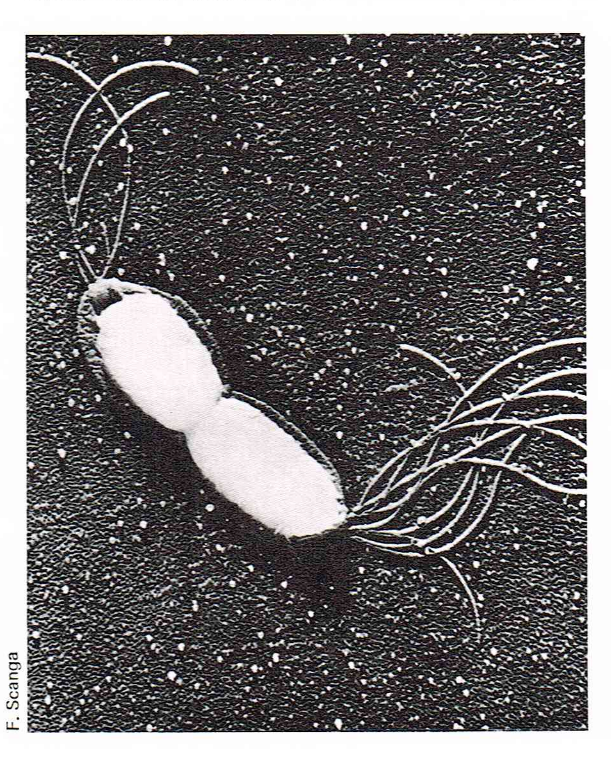
L'arrêt de la croissance entraîne un profond remaniement de la structure cellulaire et, notamment, un renouvellement rapide des protéines et des acides ribonucléiques. C'est à ce stade que se déclenchent les phénomènes de différenciation cellulaire conduisant, par exemple, à la sporulation. Plus ou moins tardivement suivant l'organisme



G. Frezzato

A. Rizzi

▲ ***A gauche, exemple de coloration de Bactéries diverses par la méthode de Gram (× 1 250 × 1,5). A droite, tubes de Durham permettant l'étude des produits de la fermentation avec ou sans production de gaz.***



F. Scanga

◀ ***Bactérie anaérobie en phase avancée de division; la touffe de cils est insérée au pôle distal de chacune des deux cellules. La multiplication bactérienne se fait généralement comme ici par division binaire (33 000)***

considéré et suivant les conditions de culture, débute la phase de déclin, au cours de laquelle la population décroît. Le nombre d'organismes viables diminue, ainsi que la densité microbienne par autolyse des cellules sous l'action d'enzymes protéolytiques endogènes.

Il est toutefois possible, en renouvelant en permanence le milieu de culture, de maintenir indéfiniment constante la croissance à un taux élevé.

Il faut remarquer qu'à l'échelle de la cellule isolée, la division est un processus discontinu, tandis que l'accroissement de la masse cellulaire est un processus continu. D'autre part, dans les populations nombreuses, l'évolution de la concentration cellulaire se confond statistiquement avec celle de la densité microbienne. Mais on peut réaliser des croissances synchronisées où les deux paramètres sont dissociés : dans ce cas, toutes les cellules se divisent simultanément. Les rythmes de division sont faciles à synchroniser chez les Algues et certains Protozoaires, car les mitoses se déclenchent dans les quelques heures suivant l'illumination.

Pour les Bactéries, des chocs thermiques, l'apport à intervalles réguliers et en petite quantité d'une molécule indispensable pour la division cellulaire de certaines souches auxotrophes (la thymine par exemple), le calibrage par filtration permettent d'obtenir au moins pendant quelques divisions un synchronisme de la multiplication cellulaire.

La nutrition bactérienne

Les réactions de biosynthèse constituant la croissance bactérienne sont endergoniques : elles demandent donc de l'énergie. Les micro-organismes ont à leur disposition plusieurs possibilités, qui ont été tour à tour adoptées au cours de l'évolution : la fermentation, l'oxydation de substances organiques, l'oxydation de substances minérales, la photosynthèse.

Une fermentation est un processus grâce auquel l'énergie provient de l'utilisation de composés organiques comme donneurs et accepteurs d'électrons :

$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2\ CH_3-CHOH-COOH +$ énergie disponible (58 kcal)
glucose

$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2\ CH_3CH_2OH + 2\ CO_2 +$ énergie disponible (57 kcal)

En termes de thermodynamique, cela signifie que les produits de la fermentation ont une énergie inférieure à celle des substrats fournis; mais le substrat, qui n'est pas totalement oxydé à la fin de la réaction, est encore très riche en énergie disponible, non utilisée par la cellule. Les principaux types de fermentations réalisés par les micro-organismes peuvent être résumés selon le schéma ci-dessous.

Dans tous les cas, l'énergie libérée au cours de la dégradation du substrat est stockée par la cellule sous forme d'adénosine triphosphate (ATP). L'homme a exploité de nombreux types de fermentations, notamment les fermentations alcoolique, lactique et propionique.

Les micro-organismes aérobies stricts et anaérobies facultatifs ont en présence d'oxygène un métabolisme respiratoire; le substrat organique est alors totalement oxydé :

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O + 688\ \text{kcal}$$

L'énergie du substrat disponible pour la cellule est dans ce cas plus élevée, et le rendement énergétique de la respiration est bien meilleur que celui de la fermentation. Que ce soit dans la fermentation ou la respiration, le métabolisme est du type chimio-organotrophe hétérotrophe.

D'autres Bactéries n'ont pas besoin de substances organiques et utilisent diverses sources d'énergie employée à réduire le CO_2 en composés organiques nécessaires à la cellule.

— Les Bactéries chimiolithotrophes trouvent l'énergie nécessaire à la réduction du CO_2 en oxydant une molécule minérale. C'est le cas des Bactéries du soufre, qui oxydent le soufre ou ses dérivés minéraux, comme les sulfures. On a les réactions suivantes avec *Thiobacillus thioparus :*

$1/2\ O_2 + H_2S \rightarrow S + H_2O +$ énergie disponible

Dans le cas de *Thiobacillus thiooxydans,* l'oxydation est plus complète :

$2\ S + 3\ O_2 + 2\ H_2O \rightarrow 2\ H_2SO_4 +$ énergie disponible (120 kcal)

— Les *Nitrosomonas* oxydent l'ammoniaque en nitrite, et les *Nitrobacter* oxydent les nitrites en nitrates.

— Les Bactéries du fer *(Sphaerotilus, Leptothrix, Gallionella)* oxydent les sels de fer ferreux en sels de fer ferrique :

$2\ H^+ + 1/2\ O_2 + Fe^{++} \rightarrow Fe^{+++} + H_2O +$ énergie disponible (11,3 kcal)

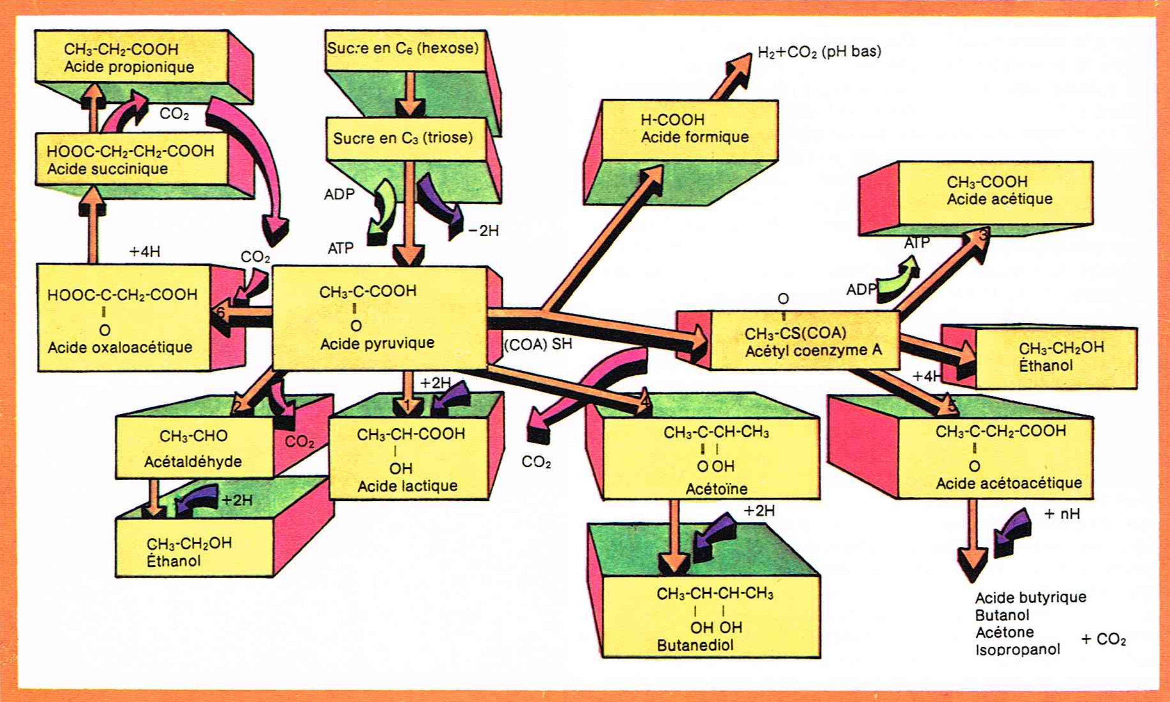
— Les *Hydrogenomonas* peuvent oxyder l'hydrogène :

$4\ H_2 + 2\ O_2 \rightarrow 4\ H_2O +$ énergie disponible (224 kcal)

Comme ils réduisent le CO_2, ils se développent dans un simple milieu minéral dans une atmosphère complexe (CO_2, H_2, O_2).

Les Bactéries sulfato-réductrices *(Desulfovibrio)* réduisent les sulfates en sulfures grâce à l'hydrogène fourni par des substrats organiques spécifiques et à l'hydrogène gazeux. Ces sulfures sont responsables de corrosions de canalisations métalliques enfouies ou immergées, car il s'agit de Bactéries anaérobies.

La photosynthèse bactérienne ne libère pas d'oxygène, comme c'est le cas chez les Algues et les plantes supérieures.



Richard Colin

▶ *Représentation schématique des principaux types de fermentations :* **1, Streptococcus, Lactobacillus :** *fermentation lactique;* **2,** *beaucoup de Levures, peu de Bactéries : fermentation alcoolique;* **3, Enterobacteriaceae :** *fermentation acides mixtes;* **4, Aerobacter :** *fermentation du butanediol;* **5, Clostridium :** *fermentation butyrique;* **6, Propionibacterium :** *fermentation propionique.*

Les Bactéries pourpres ou vertes du soufre réalisent la réaction suivante :

$$4\ CO_2 + 2\ H_2S + 4\ H_2O \rightarrow 4\ (CH_2O) + 2\ H_2SO_4$$

La bactériochlorophylle présente chez les *Rhodospirillales (Thiospirillum, Chromatium, Lamprocytis)* est masquée par les caroténoïdes, qui donnent la couleur pourpre de la cellule. Au contraire, chez les Chlorobiaceae *(Chlorobium, Pelodictyon)*, la couleur verte est celle de la chlorophylle. L'H_2S remplace l'H_2O utilisé par les Algues et les plantes supérieures comme donneur d'électrons. Les Rhodospirillaceae *(Rhodospirillum, Rhodopseudomonas)* se servent de molécules organiques (alcools, acides...) comme donneurs d'électrons.

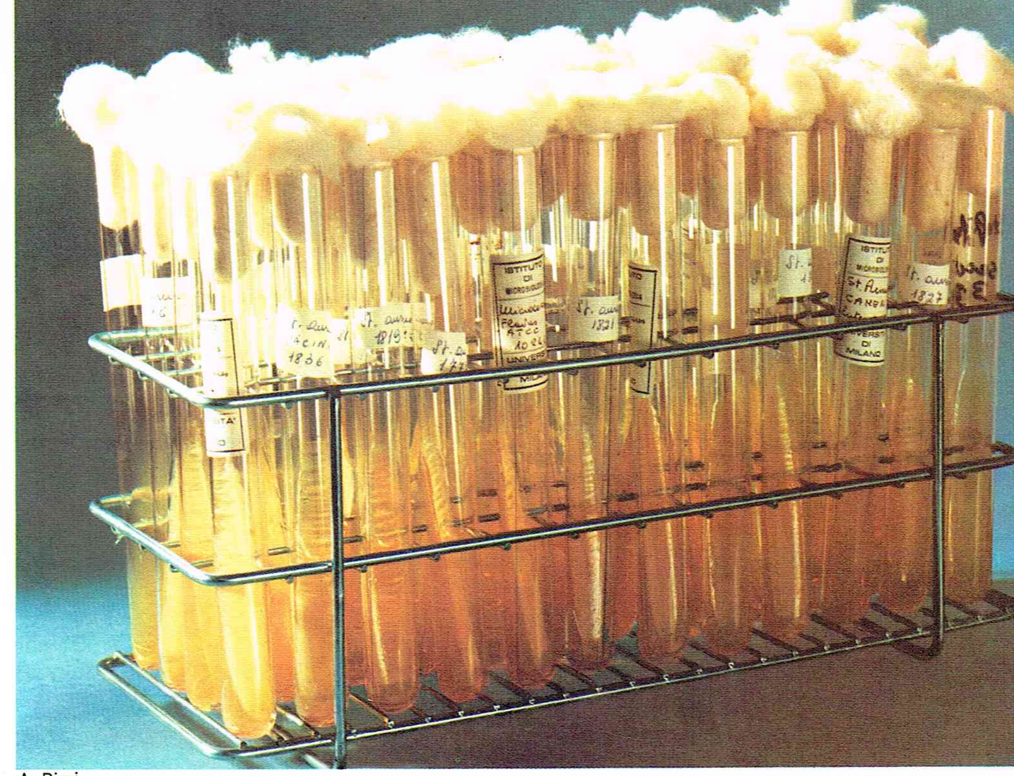
Les mécanismes biochimiques permettant de transformer le CO_2 en molécules organiques réduites sont endergoniques. C'est la lumière captée par la chlorophylle qui fournit l'énergie nécessaire. Les voies de fixation du CO_2 sont assez comparables à celles prises par les Algues et les végétaux chlorophylliens.

Des Bactéries exigeantes (Bactéries lactiques, Bactéries pathogènes) demandent comme source d'azote des protéines, des peptides ou des acides aminés. Par contre, de nombreux Champignons et beaucoup de Bactéries se contentent d'azote présenté sous forme minérale : NH_4^+ ou NO_3^-. L'azote ammoniacal est fixé sur un acide organique qui sera transformé en acide aminé. Les nitrates peuvent avoir un autre rôle que celui de source d'azote. En effet, en anaérobiose, ils servent d'accepteur d'électrons et remplacent en quelque sorte l'oxygène de l'air : c'est la « respiration nitrate » (Entérobactériacées, *Thiobacillus denitrificans, Pseudomonas*) ; le terme ultime de la réduction des nitrates est l'azote gazeux dans le cas de la dénitrification. Certaines Bactéries sont capables de fixer l'azote atmosphérique pour synthétiser leurs protéines. Les Bactéries dites libres appartiennent aux genres *Azotobacter, Beijerinckia, Clostridium, Rhodospirillum, Rhodopseudomonas*. Les *Rhizobium* et certaines Actinomycètes vivent en symbiose avec les plantes supérieures (en particulier les Légumineuses). Ils fournissent de l'azote organique et récupèrent des molécules carbonées, synthétisées grâce à la photosynthèse. C'est pourquoi les Légumineuses peuvent être cultivées sans apport d'engrais azoté tout en enrichissant le sol en azote, utilisable par les cultures suivantes. Ils constituent un véritable engrais vert.

Parmi les composants minéraux de la Bactérie, le soufre et le phosphore tiennent une place de choix. Le premier est présent dans certains acides aminés et donc dans les protéines sous forme de groupement thiol (— SH) ; il est principalement incorporé sous forme de sulfate ou de composés soufrés organiques, rarement sous forme de soufre réduit. Le second fait partie des acides nucléiques, de nombreux coenzymes et de l'ATP ; il est incorporé dans la cellule sous forme de phosphate minéral. Le phosphore permet la récupération, l'accumulation et la distribution de l'énergie dans la cellule.

D'autres éléments minéraux jouent sans aucun doute un rôle dans l'équilibre physico-chimique de la cellule : ce sont notamment le sodium, le potassium, le magnésium et le chlore. D'autres, beaucoup plus nombreux, sont parties constituantes d'enzymes ou de coenzymes : c'est le cas du fer des cytochromes et du magnésium de la chlorophylle.

Outre les éléments déjà cités, le calcium, le magnésium, le cobalt, le cuivre, le manganèse et le molybdène jouent le rôle de cofacteurs ou d'activateurs enzymatiques. On les appelle fréquemment des oligoéléments car ils sont indispensables en quantités infimes, apportées le plus souvent sous forme de traces par les produits chimiques qui servent à préparer les milieux de culture. Quelques ions sont exigés, à des teneurs bien précises, pour l'élaboration d'une substance : la production de la toxine diphtérique est optimale à la concentration de 0,14 mg de fer par litre ; elle est pratiquement nulle lorsque celle-ci atteint 0,5 mg par litre. La thermorésistance des spores est sous la dépendance étroite du calcium ; le potassium agit dans le transfert des phosphates ; le molybdène a un rôle essentiel dans le métabolisme de fixation de l'azote ; le cobalt entre dans la molécule de la vitamine B_{12}, facteur de croissance pour de nombreuses Bactéries, qui intervient dans les formations et les transports de méthyle. Le NaCl est essentiel pour les Bactéries marines dites halophiles *(Halobacterium)*.



A. Rizzi

▲ ***Portoir métallique contenant une collection de cultures microbiennes en tube à essais, sur substrat gélosé.***

La synthèse des antibiotiques exige des ions minéraux : pour la pénicilline il faut du fer, du soufre et du phosphore. De même, la synthèse d'acide citrique par *Aspergillus niger* demande 1 mg/l de fer ; au-dessus et au-dessous de cette concentration, le rendement diminue.

Action des facteurs du milieu

Les facteurs du milieu modifient la croissance, le métabolisme et la composition biochimique des Bactéries. Leur action peut aboutir à la destruction des germes.

Nous avons déjà parlé du rôle du *pH* lors de l'élaboration des milieux de culture. Contrairement aux Champignons, qui se développent bien dans les milieux de culture acides, les Bactéries préfèrent les milieux neutres ou basiques. Cependant, il existe à cet égard de nombreuses exceptions ; la plus importante est celle du groupe des Lactobacillacées, que l'on isole de substrats très acides et qui interviennent lors de la préparation des fromages, des saucissons et de la choucroute.

Il est possible de classer les Bactéries en fonction des *températures* de croissance (tableau 1).

La température influe sur le taux de croissance et le rendement pondéral de la culture. Le tableau 2 montre les résultats obtenus avec *Enterobacter cloacae*.

▼ ***L'action des facteurs du milieu : les tableaux 1 et 2 montrent l'influence de la température.***

TABLEAU 1
CLASSIFICATION DES BACTERIES EN FONCTION DES TEMPERATURES DE CROISSANCE

GROUPE	TEMPERATURE EN °C		
	Minimale	Optimale	Maximale
Thermophiles	40-45	55-75	60-80
Mésophiles	10-15	18-45	30-50
Psychotrophes	+ 5 à + 10	25-30	30-35
Psychrophiles	− 5 à + 5	15-18	19-22

TABLEAU 2
TAUX DE CROISSANCE ET RENDEMENT PONDERAL D'UNE CULTURE D'ENTEROBACTER CLOACAE EN FONCTION DE LA TEMPERATURE

Température °C	Taux de croissance népérien	Rendement pondéral en g de cellules (poids sec) par g de glucose
23	0,552	0,354
27	0,751	0,356
32	0,967	0,336
37	1,305	0,324
38,8	0,832	0,217
39,7	0,600	0,172
40,8	0,400	0,095
42	0,000	0,000

TABLEAU 3 – POURCENTAGE DE CELLULES VIVANTES APRES UNE PERIODE DE CONGELATION			
température de congélation / durée de congélation	− 7 °C	− 18 °C	− 29 °C
24 heures	49	49	52
15 jours	2	13	41

Tableau 4		
SOUCHES	HUMIDITÉ RELATIVE EN %	
	Germination des spores	Croissance du mycélium
Aspergillus echinulatus	71	62
Aspergillus candidus	72	72
Aspergillus chevalieri	65	65
Rhizopus nigricans	92	94

▲ A gauche, tableau 3 montrant l'incidence du procédé de congélation sur les Bactéries. A droite, tableau 4, illustrant l'action de la pression osmotique sur la croissance des Champignons, qui sont plus tolérants que les Bactéries.

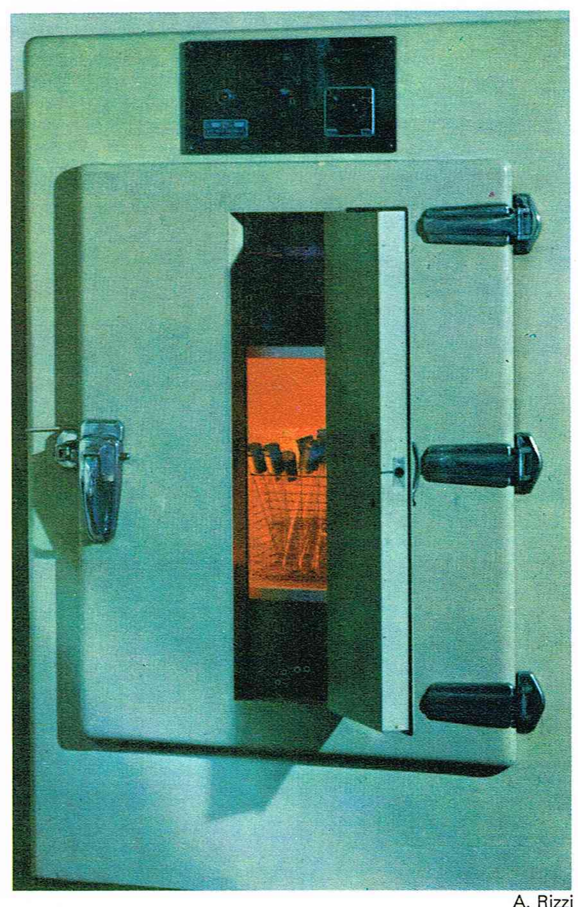
Par transfert de matériel génétique, une souche mésophile peut devenir thermophile. De ce point de vue, trois groupes de micro-organismes ont été définis :

— ceux dont les exigences nutritionnelles sont identiques quelle que soit la température ;

— ceux dont les besoins augmentent avec la température de culture (certaines enzymes sont inactivées par une température élevée) ;

— ceux dont les besoins augmentent lorsque la température diminue (activations d'enzymes par une température élevée).

Toutes les Bactéries pathogènes pour l'homme et les animaux sont mésophiles. A basses températures, seules les psychrophiles ont des systèmes transporteurs capables de faire entrer les métabolites dans la cellule. Les psychrophiles sont plus riches en acides gras non saturés que les mésophiles. La dénaturation par la chaleur des enzymes respiratoires est importante dans l'arrêt de la croissance des psychrophiles par la température élevée. Les Bactéries psychrophiles sont responsables de l'altération des aliments réfrigérés. Au contraire, chez les thermophiles, ces enzymes (ATPase, malate déshydrogénase, pyrophosphatase, déshydrogénase) sont thermostables. En général, les Bactéries thermophiles sont thermorésistantes et responsables des accidents de la fabrication des conserves appertisées. Aucune relation n'a pu être établie entre la stabilité thermique de l'ADN et l'optimum de température de croissance. Cependant, les ARN seraient plus stables chez les thermophiles que chez les mésophiles.



A. Rizzi

▶ Enceinte thermostatique pour la culture microbienne.

Un abaissement de la température tue de nombreuses Bactéries *(Escherichia coli, Pseudomonas aeruginosa, Salmonella typhimurium)*. Les cellules en phase exponentielle sont les plus sensibles, surtout dans un milieu chimiquement pur. Toutefois, la congélation est un bon procédé pour conserver les cultures utilisées comme levains dans l'industrie laitière (tableau 3).

Cette méthode de conservation cède la place à la lyophilisation, qui est sans doute la méthode idéale de conservation. La souche est congelée dans une chambre à basse température (— 26 °C au minimum) ; la chambre est ensuite soumise à un vide poussé (0,1 mm de mercure au minimum) qui sublime les cristaux de glace, formés à partir de l'eau cellulaire. La conservation des Bactéries est fonction du milieu dans lequel elles sont lyophilisées. En général, la présence de macromolécules (de protéines par exemple) favorise la conservation.

La **pression osmotique** est un facteur très important pour la croissance bactérienne. On l'exprime sous forme d'humidité relative ou d'activité aqueuse. Pour mesurer l'activité aqueuse d'un substrat, on l'amène à un équilibre de vapeur d'eau avec une solution de contrôle qui maintient une certaine humidité relative.

Les Champignons sont plus tolérants que les Bactéries ; c'est pourquoi ils sont souvent responsables de l'altération de produits insuffisamment déshydratés (tableau 4).

Certaines espèces de Levures sont osmophiles et tolérantes vis-à-vis du sucre et du sel : *Saccharomyces rouxii* supporte de 20 à 22 % de NaCl, 80 % de glucose, 90 % de saccharose ; *Saccharomyces mellis, Debariomyces* et *Torulopsis* sont également des osmophiles, qui occasionnent des accidents de fabrication dans des produits sucrés (sirops) ou dans des saumures (d'olives, de cornichons).

Chez les Bactéries, *Staphylococcus aureus* tolère 10 % de NaCl ; cette propriété a été exploitée dans la mise au point des milieux sélectifs. Les entérocoques sont également tolérants vis-à-vis de bouillon hypersalé, et cette résistance est mise à profit pour isoler, dans le groupe des *Streptococcaceae*, les streptocoques fécaux. On peut distinguer des halophiles extrêmes qui sont des *Halobacterium* (Gram —), des *Micrococcus* et *Sarcina* (Gram +). Parmi les halophiles légers, les *Pseudomonas, Vibrio, Achromobacter, Flavobacterium* représentent les groupes les plus importants. Certaines espèces, telles que le *Vibrio costicolus*, interviennent dans la maturation des jambons secs conservés par salaison, en réduisant les nitrates en nitrites. Ces derniers se combinent à la myohémoglobine en donnant de la nitrosomyohémoglobine, stable à la chaleur : en effet, les viandes salées restent colorées après cuisson (le jambon reste rose), ce qui n'est pas le cas du rôti de porc.

La croissance d'une culture est enfin souvent modifiée par la présence d'**agents antimicrobiens.** On appelle agent antimicrobien tout agent capable d'arrêter la croissance d'un micro-organisme. Un antiseptique est bactériostatique, tandis qu'un désinfectant est bactéricide. Les molécules antibactériennes actives sur la paroi sont en général peu actives sur les Champignons, puisque la composition chimique des parois des deux types d'organismes est fondamentalement différente.

La pénicilline (synthétisée par *Penicillium chrysogenum*) et la D cyclosérine (synthétisée par *Streptomyces orchidaceus*) bloquent l'édification de la paroi en intervenant sur la biosynthèse du mucopeptide. La pénicilline interdit les peptidisations et la cyclosérine, la racémisation de la L alanine en D alanine (présente dans le mucopeptide) ; la novobiocine *(Streptomyces niveus)* inhibe la fixation du mucopeptide sur les lipides phosphorylés. Ces antibiotiques sont donc actifs surtout sur les Bactéries proli-

férantes, mais peu ou pas actifs sur les micro-organismes à l'état de vie ralentie.

La griséofulvine *(Penicillium griseofulvum)* est, au contraire, active sur la biosynthèse de la paroi chez les Champignons.

Les antibiotiques de types polymixine *(Bacillus polymixa)* et nystatine *(Streptomyces noursei)* agissent au niveau de la membrane cytoplasmique en perturbant la perméabilité membranaire. La polymixine détruit la membrane bactérienne, comme les détergents cationiques.

Le chloramphénicol *(Streptomyces venezuelae),* la puromycine *(Streptomyces alboniger)* et l'érythromycine *(Streptomyces erythreus)* inhibent à des étapes diverses la synthèse des protéines.

La mitomycine de *Streptomyces caespitosus* et l'acide nalidixique bloquent la synthèse d'ADN ; l'actinomycine de *Streptomyces antibioticus* se fixe sur la guanine de l'ADN en inhibant la synthèse de l'ARN messager. Certains antibiotiques inhibent les phosphorylations oxydatives : c'est le cas de la gramicidine de *Bacillus brevis*. Les antimétabolites inhibent spécifiquement certaines synthèses.

La sulfonamide (sulfamide) est un médicament très actif, qui agit spécifiquement sur les Bactéries en entrant en compétition avec un métabolite naturel, le PAB, ou acide para amino benzoïque. Cette molécule est en effet un des éléments constitutifs de l'acide folique, que beaucoup de Bactéries sont incapables de synthétiser; l'acide folique est donc un facteur de croissance, car il est indispensable pour toutes les méthylations du métabolisme. En prenant la place du PAB, la sulfonamide est un inhibiteur compétitif. Les concentrations en PAB nécessaires pour neutraliser l'action des sulfamides sur la croissance d'*E. coli* dans un milieu synthétique sont indiquées dans le tableau 5.

Tableau 5	Concentrations en sulfamides (mg/l)	Concentrations en PAB (mg/l)
	1	0,003
	10	0,1
	100	1

◀ ***Tableau 5 : action des sulfamides et du facteur de croissance (PAB) sur la croissance d'E. coli.***

Les concentrations en PAB ou en acide folique nécessaires pour neutraliser l'action des sulfamides sur la croissance de *Streptococcus faecalis* dans un milieu synthétique sont indiquées dans le tableau 6.

De telles molécules sont de plus en plus étudiées, car il est possible de bloquer une chaîne métabolique indispensable à la croissance d'une Bactérie pathogène ou d'une cellule cancéreuse.

A la suite des traitements médicaux utilisant des substances de ce type (sulfamides ou antibiotiques), de nombreuses souches bactériennes sont devenues résistantes. A cet égard, divers mécanismes ont été mis en évidence.

Dans certains cas, la présence de la substance sélectionne les individus (mutants ou variants) capables de synthétiser en plus grande quantité que la souche originelle les enzymes susceptibles de détruire la substance inhibitrice. La *pénicillinase* est l'une des mieux connues ; on a pu aussi mettre en évidence des enzymes s'attaquant aux céphalosporines, à la tétracycline, au chloramphénicol, à la streptomycine et aux sulfamides.

Le site d'action du métabolite normal peut être altéré de telle manière que l'antimétabolite ne joue pas son rôle de cofacteur dans une chaîne métabolique (cas du PAB et des sulfamides).

La présence d'un analogue peut sélectionner les mutants qui ont perdu les perméases (enzymes nécessaires à la pénétration intracellulaire de métabolites) pour le métabolite concerné. Si celui-ci ne pénètre pas, l'analogue inhibiteur non plus; il s'agit là d'une des méthodes de criblage pour obtenir des mutants perméases moins : par exemple, en présence de canavanine, on sélectionne les souches arginine perméase moins en isolant les cellules résistantes à la canavanine.

Au cours de la reproduction sexuée, de nombreuses espèces bactériennes peuvent transférer à une souche sensible un plasmide de polyrésistance aux antibiotiques. Ce facteur génétique transmissible d'une Bactérie à l'autre provoque l'apparition de « races » résistantes aux antibiotiques : c'est notamment le cas chez les staphylocoques. Il est très largement répandu et pose de plus en plus de problèmes en milieu hospitalier, où l'emploi parfois abusif des antibiotiques a sélectionné des mutants polyrésistants de Bactéries pathogènes dangereuses. De même, l'adjonction d'antibiotiques dans les aliments des animaux, ou lors d'un traitement prophylactique, sélectionne des colibacilles résistants qui transfèrent leur résistance à des germes pathogènes, comme les *Salmonella*. Ainsi, en Angleterre, on a isolé un grand nombre de souches de *Salmonella typhimurium* responsables d'intoxications alimentaires, résistantes à de nombreux agents antibactériens, dont la furazolidone. Cette dernière substance n'est employée que pour le traitement de la diarrhée infectieuse des jeunes veaux, ce qui implique donc un transfert génétique.

Rôle des micro-organismes dans les grands cycles biologiques

Les transformations chimiques assurées par les micro-organismes ont lieu dans une petite partie seulement de notre planète, qu'on appelle la biosphère et qui comprend les océans, la surface des continents jusqu'à une profondeur de quelques mètres et la partie inférieure de l'atmosphère.

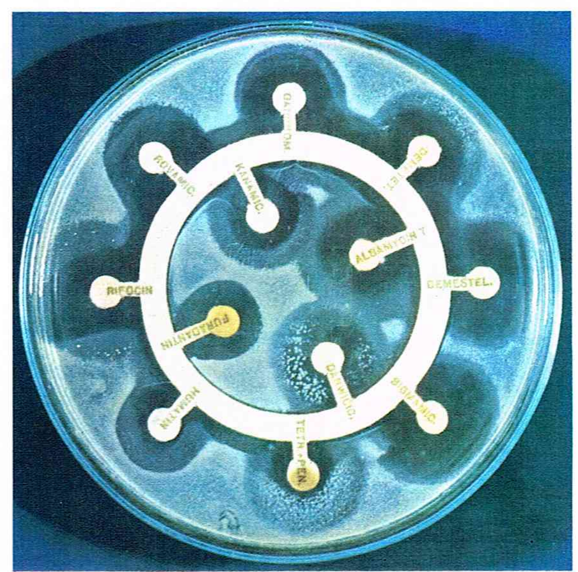
C'est grâce à l'énergie solaire (photosynthèse) d'une part, à l'eau et aux éléments minéraux présents dans le sol ou dans l'atmosphère d'autre part, que les plantes vertes assurent leur développement. Elles assimilent les substances minérales et les convertissent en constituants organiques. Ensuite, elles serviront d'aliments aux animaux et seront transformées en de nouveaux composés organiques. Pour que le cycle de la matière vivante soit complet, il est nécessaire que ces éléments organiques soient reconvertis en éléments minéraux à nouveau disponibles pour les végétaux. Ce processus de transformation, appelé la minéralisation, fait appel presque uniquement à l'activité des micro-organismes.

Cycle du carbone

Le carbone sous forme minérale comprend le CO_2 atmosphérique, les carbonates et bicarbonates dissous dans les océans et les eaux douces de surface. La réduction du CO_2 en composés organiques est assurée par

Tableau 6		
Concentrations en sulfamides mg/l	Concentrations nécessaires pour rétablir la croissance	
	PAB mg/l	Acide folique mg/l
1	0,003	0,003
10	0,030	0,003
100	0,300	0,003

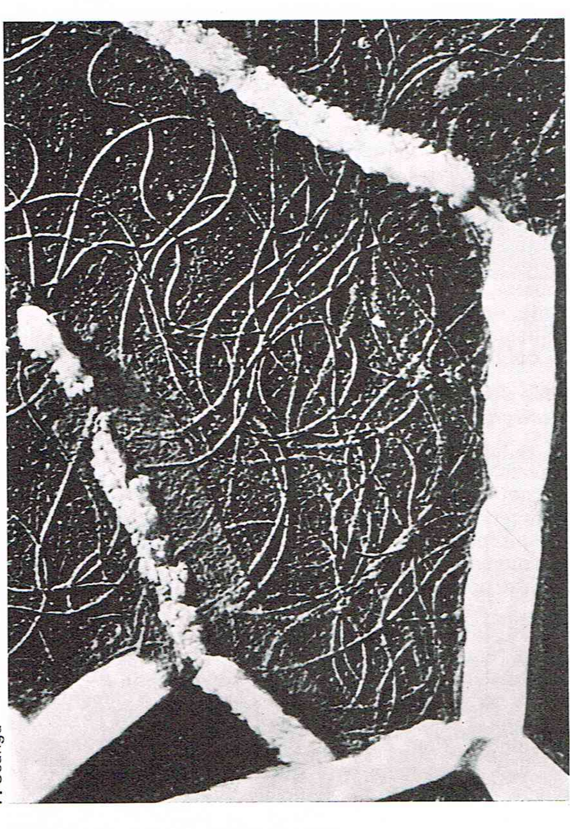
▲ ***Tableau 6 : action des sulfamides et de deux facteurs de croissance (PAB et acide folique) sur la croissance de*** **Streptococcus faecalis.**



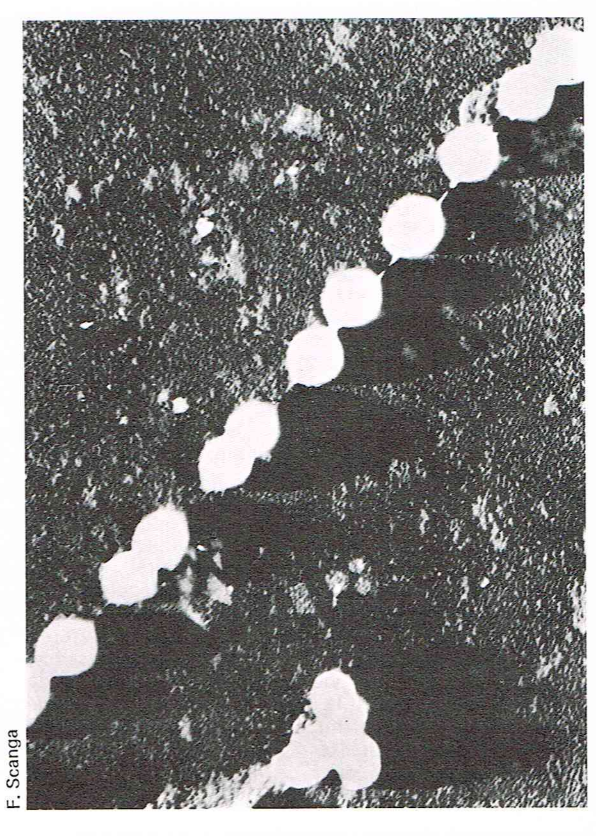
P. Castano

◀ ***Exemple d'antibiogramme sur une culture de Levures. Cette méthode permet de mettre en évidence très rapidement l'action d'antibiotiques sur des Bactéries ou des Champignons microscopiques.***

▶ *A gauche,* **Rhizobium leguminosarum** *se développant sur une membrane de collodion déposée sur un milieu nutritif gélosé. Ce micro-organisme vit en symbiose avec les plantes supérieures sans dommage pour ces dernières. A droite, chaîne de streptocoques; le processus de division est ici représenté dans ses différentes phases. Ces Bactéries sont pathogènes pour l'homme (× 8 000).*

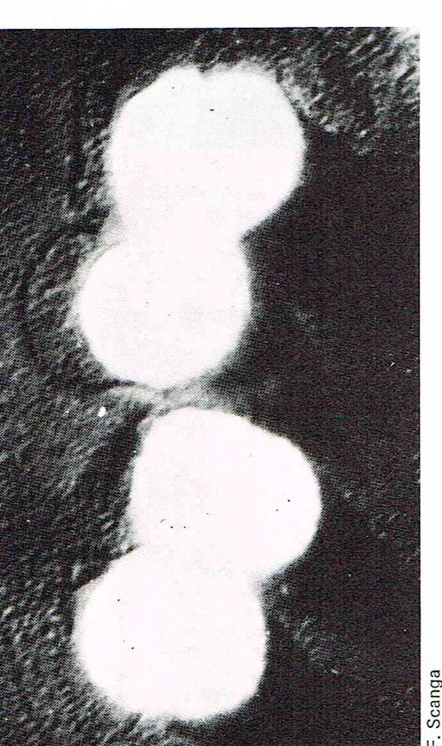


F. Scanga



F. Scanga

▼ *Un gonocoque,* **Neisseria gonorrhoeae,** *en culture de 48 heures. C'est un parasite strict pour l'homme; il provoque des infections du tractus génital masculin et féminin (× 21 000).*



F. Scanga

l'activité photosynthétique des Bactéries et surtout par celle des Algues et des plantes vertes. Une très faible part en revient à l'activité chimiosynthétique de certaines Bactéries. Le carbone organique végétal ou animal est minéralisé au cours du métabolisme des micro-organismes, par respiration ou par fermentation. Ce sont surtout les Bactéries qui jouent un rôle essentiel : destruction de la cellulose *(Cell vibrio, Cytophaga),* des pectines *(Pectobacterium),* protéolyse (une grande partie des Bactéries hétérotrophes).

Cycle de l'azote

Les plantes vertes exigent de l'azote ammoniacal ou nitrique pour satisfaire leurs synthèses protéiques. Les composés azotés organiques animaux ou végétaux libérés à la mort de ces organismes subissent une décomposition microbienne, avec formation d'ammoniac. L'ammoniac est ensuite converti dans le sol en nitrites *(Nitrosomonas),* puis en nitrates *(Nitrobacter)* où ces derniers constituent la principale source d'azote assimilable par les plantes. Ils peuvent aussi être réduits jusqu'au stade d'azote moléculaire *(Desulfovibrio denitrificans),* en anaérobiose. Enfin, certaines Bactéries *(Azotobacter, Clostridium, Rhizobium)* sont capables d'assimiler l'azote atmosphérique pour former des protéines; ces dernières subiront le sort des autres composés azotés organiques.

Cycle du soufre

Le soufre est assimilé par les plantes sous forme de sulfates. Il est immédiatement réduit avant d'être incorporé dans les composés organiques, par exemple, sous forme de groupement sulfhydryle dans les acides aminés soufrés. Les constituants organiques soufrés provenant des plantes et des animaux sont, lorsque ceux-ci meurent, décomposés par les micro-organismes. Cette décomposition aboutit à la formation de sulfure, abondant en anaérobiose, dans les eaux stagnantes ou dans les eaux d'égout. L'hydrogène sulfuré est dans sa presque totalité reconverti en sulfates par des micro-organismes aérobies *(Thiobacillus thiooxydans),* ou en anaérobiose par les Bactéries soufrées pourpres ou vertes. Des Bactéries anaérobies sulfato-réductrices peuvent oxyder les matières organiques en utilisant les sulfates comme accepteurs d'électrons; les sulfates sont alors réduits en sulfures. Lorsque ce processus se réalise dans des monuments calcaires, il provoque la « maladie des pierres », due à la formation de sulfate de calcium (gypse) qui s'effrite au niveau des parements.

La permanence de l'activité microbienne dans la biosphère rend compte de la fertilité et de la richesse du sol et des eaux, principalement des océans.

Micro-organismes et maladies

Si de nombreux micro-organismes participent à l'équilibre biologique existant à la surface de la terre et même le conditionnent, d'autres, par contre, tendent à détruire cette harmonie. Ces derniers sont hautement nuisibles pour l'homme, les animaux ou les plantes, chez qui ils provoquent des désordres plus ou moins graves pouvant conduire à la mort; ce sont des micro-organismes pathogènes.

Si une coopération fructueuse (symbiose) s'est établie entre les plantes supérieures et les *Rhizobium,* ainsi qu'entre les Ruminants et les micro-organismes du rumen qui leur permettent d'assimiler la cellulose, beaucoup de micro-organismes vivent aux dépens de l'hôte qui les héberge.

Lorsqu'une telle dépendance n'entraîne pas de troubles graves, on peut considérer que le micro-organisme est un saprophyte qui vit aux dépens des matières organiques en décomposition : c'est le cas de nombreux micro-organismes du tube digestif des Mammifères (coliformes, entérocoques). Ces flores saprophytes, adaptées à l'homme ou à un type donné de Mammifères, sont souvent appelées commensales.

Au contraire, certaines Bactéries du tube digestif sont de véritables parasites pathogènes : *Salmonella typhi,* ou *Escherichia coli* des gastroentérites infantiles. Au demeurant, il serait trop simple de distinguer d'un côté des micro-organismes pathogènes et de l'autre des micro-organismes saprophytes. Le pouvoir pathogène, c'est-à-dire la propriété de provoquer une maladie, est en effet la résultante de l'action d'un micro-organisme sur l'hôte. Pour s'en convaincre, il suffit d'observer que certaines Bactéries très pathogènes (méningocoques, *Salmonella typhi, Corynebacterium diphteriae*) peuvent être hébergées par un hôte sans occasionner chez celui-ci le moindre trouble, tout en restant capables d'infecter gravement un autre individu : c'est le phénomène, bien connu des médecins, du « porteur sain ». Inversement, des Bactéries saprophytes peuvent devenir pathogènes si les défenses de l'hôte diminuent (état de moindre résistance) : c'est le cas de nombreuses Bactéries intestinales (coliformes, *Proteus*).

Nous nous intéresserons aux Bactéries pathogènes pour l'homme. Elles appartiennent aux six ordres suivants :

Eubactériales, Pseudomonadales, Actinomycétales, Spirochætales, Rickettsiales et Mycoplasmatales ou Mollicutes.

Eubactériales

— Les *Cocci Gram positifs* des genres *Staphylococcus, Streptococcus* et *Diplococcus,* et les *Cocci Gram négatifs (Neisseria)* représentent un groupe important de Bactéries pathogènes.

Les staphylocoques sont très répandus dans la nature, dans l'air, les eaux et le sol, et vivent à l'état commensal sur la peau, les muqueuses ainsi que dans les cavités closes des organismes humains et animaux. *Staphylococcus aureus* est le type même d'une Bactérie pyogène, c'est-à-dire provoquant essentiellement des lésions suppuratives et nécrotiques. Certaines souches sont toutefois capables de synthétiser dans un aliment une entérotoxine thermostable, responsable d'intoxications alimentaires (vomissements). Les infections à staphylocoques occupent en pathologie infectieuse une place dont l'importance relative a augmenté depuis l'antibiothérapie, peut-être en raison de la facilité avec laquelle le *S. aureus* devient résistant aux antibiotiques.

Les streptocoques représentent un vaste groupe où se côtoient des espèces pathogènes pour l'homme ou les animaux domestiques, et des espèces saprophytiques présentes dans la flore normale de l'homme ou des animaux et retrouvées, par exemple, dans les produits alimentaires. Le pouvoir pathogène des streptocoques, très polymorphe, varie selon le point de départ de l'infection, le terrain et la nature du germe. Les maladies streptococciques directes (en rapport direct avec la multiplication du germe) sont les infections rhinopharyngées (angine, sinusite, otite) ou cutanéomuqueuses (impétigo, érysipèle), des endocardites ou des infections urinaires; la scarlatine est provoquée chez un sujet sensible par un streptocoque érythrogène. Les maladies postinfectieuses apparaissent deux à six semaines après une infection aiguë à streptocoque du groupe A : rhumatisme articulaire aigu, glomérulonéphrite aiguë.

Le pneumocoque est un diplocoque agent de la pneumonie franche, aiguë.

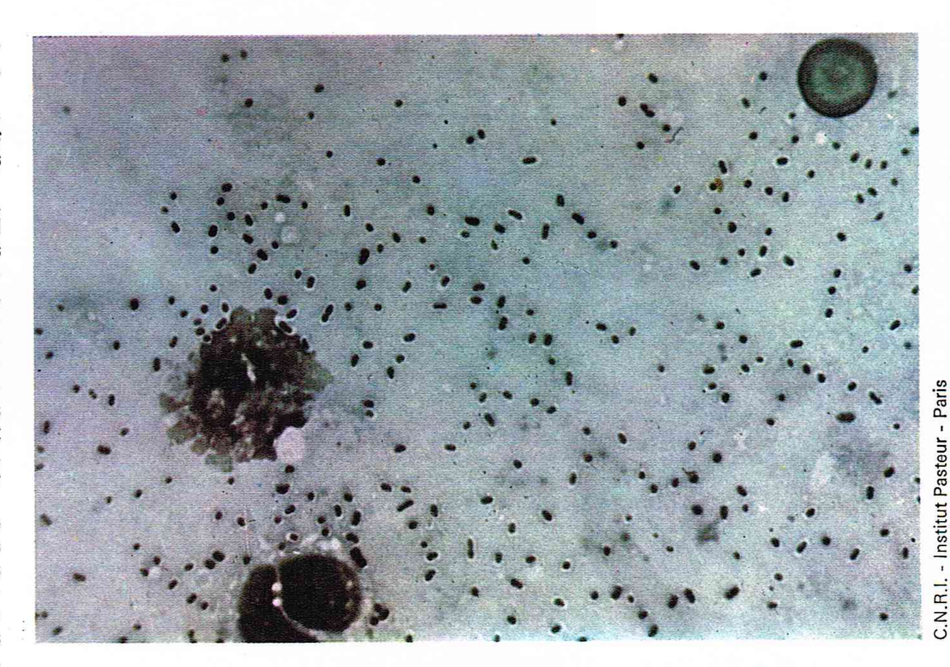
Les Cocci Gram négatifs appartiennent au genre *Neisseria. N. meningitidis* est à l'origine d'une septicémie et de la méningite cérébrospinale; le gonocoque *(N. gonorrhoeae),* parasite strict pour l'espèce humaine, provoque des urétrites (blennorragies) chez l'homme et la femme, et diverses infections du tractus génital masculin et féminin.

— Les *Entérobactériacées,* très vaste famille, regroupent de nombreuses souches pathogènes. Chez les nourrissons, certains sérotypes d'*Escherichia coli* sont à l'origine de gastro-entérites épidémiques; les *E. coli* créent également des infections de l'appareil génito-urinaire. Les *Shigella* provoquent une colite infectieuse. *Klebsiella pneumoniae,* très répandue dans la nature, est un agent de surinfection respiratoire. Les *Serratia* sont des germes de surinfections chirurgicales et des agents de septicémies. Les divers sérotypes de *Salmonella* les plus fréquents en pathologie humaine sont : *S. typhi, S. paratyphi B, S. paratyphi C, S. cholerae suis, S. typhimurium* et *S. enteritidis*. Ces Bactéries sont responsables des infections de type « fièvres » et de nombreuses toxi-infections alimentaires (diarrhée, vomissement, fièvre). Les *Proteus* et *Providencia,* hôtes normaux du tube digestif et des orifices naturels (l'oreille externe par exemple) sont parfois associés à d'autres Entérobactéries dans des infections urinaires chroniques, et même dans des septicémies. *Yersinia pestis* est responsable de la peste, *Y. pseudotuberculosis* de septicémies et d'adénites mésentériques, *Y. enterolitica* d'entérites et d'entérocolites.

— Dans la famille des *Brucellacées,* on regroupe des Bactéries pathogènes très dangereuses. *Pasteurella multocida,* agent du choléra des poules, est rarement pathogène pour l'homme; *Francisella tularensis* est une maladie aiguë des Rongeurs et des gibiers (lièvres) et engendre chez l'homme des adénopathies. Les *Brucella* affectent l'homme et de nombreux animaux : *Brucella melitensis* contamine surtout les caprins et les ovins, *B. abortus* les bovins, *B. suis* les porcs; l'homme est contaminé à partir des animaux malades; une septicémie aiguë est parfois suivie par des lésions chroniques articulaires ou viscérales : c'est le cas de la fièvre de Malte, transmise par le lait de chèvre. Le genre *Haemophilus* est souvent responsable des surinfections survenant au cours de la grippe, de la rougeole, de la coqueluche, de méningites aiguës purulentes et de diverses autres infections (les pleurésies et endocardites notamment). La coqueluche est due à *Bordetella pertussis*. Les *Moraxella* provoquent des méningites, des conjonctivites aiguës, des suppurations et des infections urinaires ou digestives.

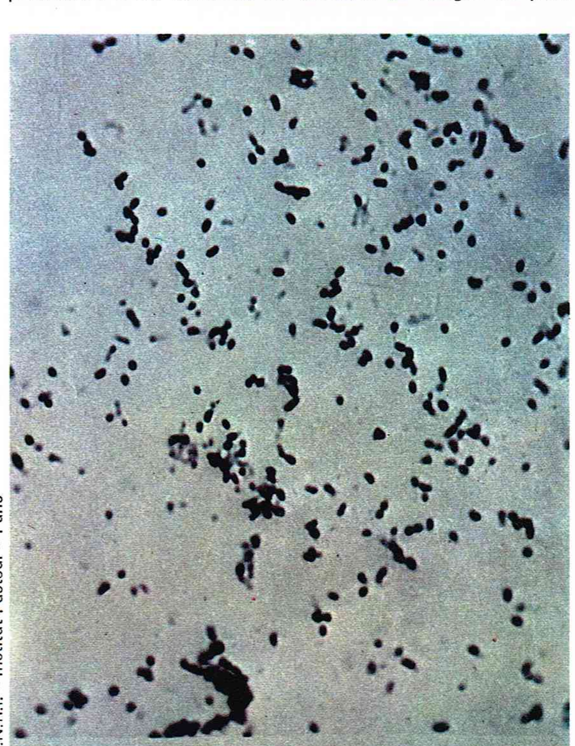
— Dans la famille des *Bactéroïdacées,* citons les *Fusobacterium* qui déclenchent des septicémies. Associé à une *Borrelia, Fusiformis fusiformis* est à l'origine de l'angine de Vincent.

— Chez les *Corynébactériacées,* les progrès réalisés dans la connaissance de *Corynebacterium diphteriae* et de sa toxine, ainsi que de la pathogénie et de l'immunologie de la toxi-infection, ont permis d'établir des techniques de diagnostic et surtout de mettre en œuvre une vaccination efficace; celle-ci a réduit considérablement la morbidité et la mortalité par diphtérie. *Listeria monocytogenes* est l'agent de la listériose, qui atteint les ovins, les lapins et l'homme (méningite, septicémies ou formes subaiguës de conjonctivites et d'infections urinaires); chez les femmes enceintes, cette Bactérie entraîne l'infection du fœtus, avec avortement ou accouchement prématuré d'un nouveau-né malade. Le rouget du porc

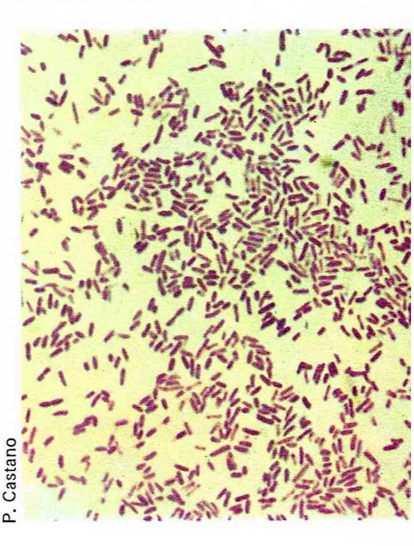


C.N.R.I. - Institut Pasteur - Paris

▲ **Pasteurella pseudotuberculis,** ***de la famille des Brucellacées, est responsable de septicémies et d'adénites mésentériques (× 800 × 1,5).***



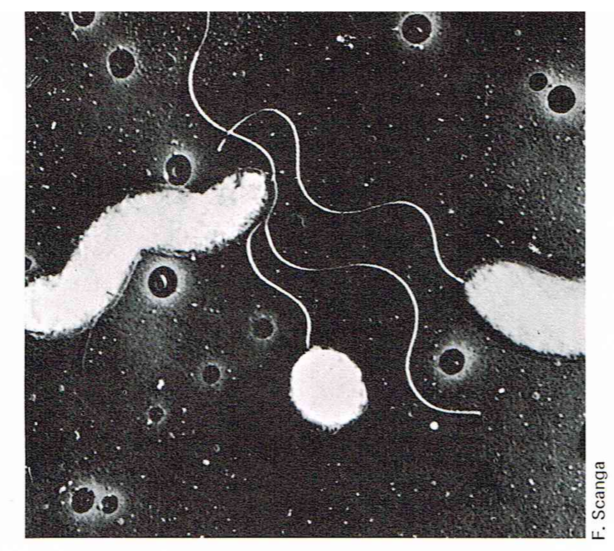
C.N.R.I. - Institut Pasteur - Paris



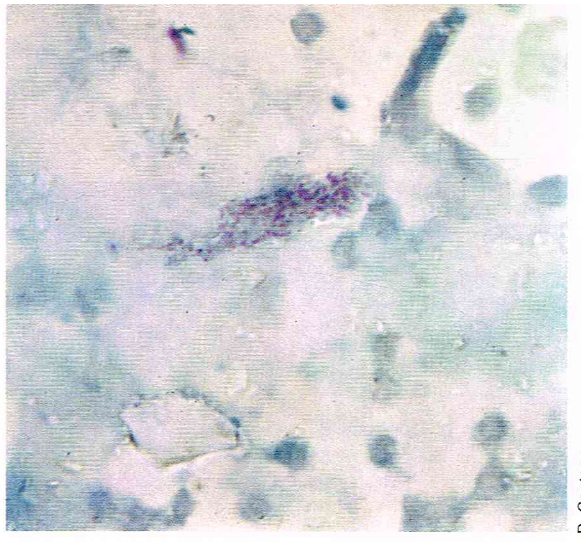
P. Castano

▼ ***A gauche, éléments isolés de*** **Proteus vulgaris** ***vus au microscope optique. Les*** **Proteus** ***sont des hôtes normaux du tube digestif mais sont parfois associés à d'autres Entérobactéries, dans des infections urinaires notamment. A droite,*** **Shigella dysenteriae** ***provoque une colite infectieuse (× 650 × 1,5).***

▶ ***A gauche,*** **Vibrio comma,** ***l'agent du choléra. A droite, l'agent de la tuberculose humaine,*** **Mycobacterium tuberculosis*****; sur cette préparation colorée par la méthode de Ziehl-Niessel, les Bactéries apparaissent en rouge violacé.***



F. Scanga



P. Castano

▼ **Clostridium tetani,** ***l'agent du tétanos : en haut, en microscopie électronique (× 24 000) on observe les très nombreux cils insérés sur toute la surface cellulaire; en bas, la même Bactérie observée après coloration (× 650 × 1,5).***

F. Scanga

P. Castano

(Erysipelothrix insidiosa) se transmet à l'homme, chez lequel il provoque des artérites, et des endocardites.

— Parmi les *Bacillacées,* le genre *Bacillus* comprend essentiellement une seule espèce pathogène : *Bacillus anthracis,* Bactérie du « charbon », qui est une maladie des herbivores pouvant affecter l'homme par inoculation cutanée. Parmi les Bacillacées anaérobies, de nombreuses espèces sont des agents pathogènes redoutables. *Clostridium perfringens* sécrète toute une série de facteurs toxiques : le plus important est la toxine α ou lécithinase, qui transforme la lécithine des hématies en lysolécithine; les autres facteurs toxiques sont soit nécrotiques, soit hémolytiques, soit encore enzymatiques (collagénase, hyaluronidase). Ce *Clostridium* cause des gangrènes gazeuses très graves. D'autres espèces *(C. septicum, C. oedematiens* et *C. histolyticum)* ont également un pouvoir pathogène très fort : elles entraînent des gangrènes gazeuses, des septicémies, des myolyses, etc. *Clostridium botulinum* est responsable par l'action exclusive de sa toxine d'une maladie d'origine alimentaire, le « botulisme », intoxication grave à manifestations essentiellement neurologiques et mortelles. Ses spores sont thermo-résistantes, et on le retrouve surtout dans des conserves mal préparées. *Plectridium tetani,* le bacille tétanique, est l'agent du tétanos, maladie souvent mortelle. La toxine tétanique contient deux facteurs : la tétanolysine, douée de propriété hémolytique, et la tétanospasmine, qui, en se fixant sur certains lipides du système nerveux, provoque le syndrome tétanique (paralysies rigides).

Pseudomonadales

Les Bactéries affectant l'homme appartiennent aux vibrions et aux spirilles et à la famille des Pseudomonadacées, dont le genre *Pseudomonas* est le genre type. L'espèce *P. aeruginosa* est l'agent essentiel du pus bleu chez les grands blessés. Elle a retrouvé une importance qu'elle avait perdue; les infections actuelles sont des infections généralisées (septicémies particulièrement graves et fréquentes chez les nouveau-nés et les prématurés). Cette recrudescence a plusieurs causes : l'abus de l'antibiothérapie, qui a entraîné une sélection des germes résistants, comme le bacille pyocyanique; l'application de traitements par corticoïdes, antimétabolites et immunodépresseurs, qui ont pour corollaire une diminution de la résistance de l'organisme aux infections; l'introduction fréquente et répétée dans l'organisme de sondes et d'instruments d'observation difficilement stérilisables; enfin, l'utilisation thérapeutique de plus en plus répandue de sang et de produits dérivés non stérilisables.

Outre de nombreuses espèces de vibrions saprophytes (vibrions des eaux), *Vibrio comma* et son biotype *El tor* (agents du choléra) sont pathogènes pour l'homme. Transmis par morsure ou griffure de rat, le sodoku est une fièvre récurrente avec adénopathie, provoquée par *Spirillum minus.*

Actinomycétales

Deux espèces hautement pathogènes sont depuis longtemps des fléaux de l'humanité : le *Mycobacterium tuberculosis,* ou bacille de Koch, et le *Mycobacterium leprae,* ou bacille de Hansen. Les actinomycoses s'attaquent aux tissus osseux et sous-cutanés *(Nocardia* et *Actinomyces).*

Spirochætales

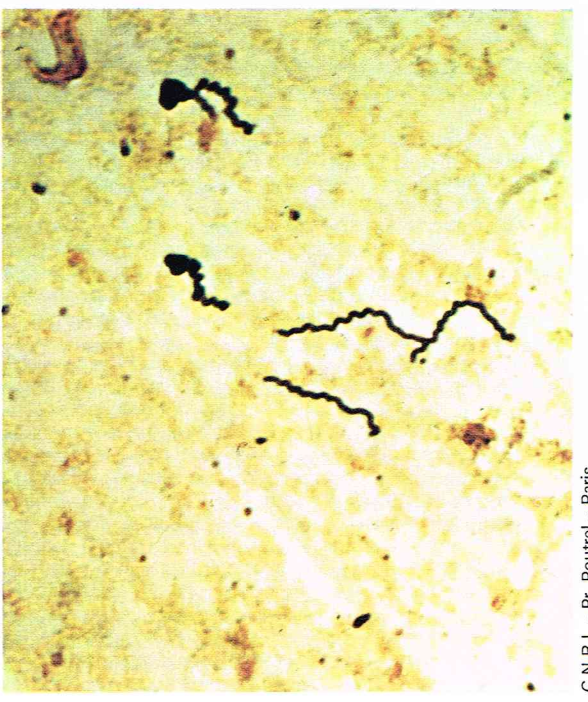
Les spirochètes, pathogènes pour l'homme et pour les animaux, appartiennent à trois genres : *Leptospira, Treponema* et *Borrelia.* Les tréponématoses, maladies endémiques, vénériennes ou non, sont dues à des tréponèmes, dont l'espèce la plus pathogène est *Treponema pallidum,* agent de la syphilis. Les fièvres récurrentes apparaissent à la suite de piqûres de tiques inoculant le *Borrelia recurrentis.* Parasites de nombreuses espèces animales, les leptospires sont très répandues dans le monde et sont accidentellement pathogènes pour l'homme : l'infection humaine la plus typique et la plus sévère est la leptospirose ictéro-hémorragique; la contamination humaine se fait directement par l'urine des rats infectés (eaux contaminées). Dans nos régions, les leptospires ont été apportées par les prisonniers de guerre russes originaires de Sibérie, où cette maladie est endémique.

Rickettsiales

Deux familles de Rickettsiales intéressent spécialement le médecin : les Rickettsiacées et les Chlamydiacées. *Rickettsia prowaseki,* transmis par les poux et les puces, est l'agent du typhus exanthémique; *Coxiella burnetii* est responsable de la fièvre Q. Quant à la famille des Chlamydiacées, elle regroupe tout un ensemble de micro-organismes, dont certains sont les agents de maladies humaines : psittacose et ornithose, lymphogranulomatose vénérienne, trachome, conjonctivite.

Mycoplasmatales ou Mollicutes

Les *Mycoplasma* isolés chez l'homme peuvent être classés en trois groupes, d'après leur pouvoir pathogène : celui-ci indiscutable pour *M. pneumoniae* et *M. hominis type 1,* douteux pour *M. tiny* et *M. hominis type 2,* et non défini pour *M. fermentans, M. salivarius* et *M. orale. M. pneumoniae* crée des lésions bronchopulmonaires, *M. hominis type 1* des bronchopneumopathies, des bartholinites, des salpingites avec septicémies et des avortements.



C.N.R.I. - Pr. Poutrel - Paris

LES MICROBES UTILES ; UTILISATION INDUSTRIELLE DES MICRO-ORGANISMES

S'il existe depuis très longtemps des applications traditionnelles des micro-organismes, la microbiologie industrielle, nouvelle branche de l'industrie, s'est constituée plus récemment.

Applications traditionnelles

Les applications traditionnelles des micro-organismes concernent les boissons alcoolisées, la panification, la fabrication des fromages et le rouissage.

La vinification

Le vin est le résultat de la fermentation alcoolique par divers *Saccharomyces* du jus de raisin. Le raisin est récolté à maturité, au moment où il contient le plus de sucres. Dans les années chaudes et sèches, il peut être nécessaire d'ajouter de l'acide tartrique, sinon la conservation est difficile. Dans les années froides et humides, on compense une maturité insuffisante par l'apport de saccharose (chaptalisation) ou par la concentration des moûts sous vide, et une désacidification par l'adjonction de carbonate de calcium. Certains vins spéciaux nécessitent une surmaturation : celle-ci s'obtient en laissant les grappes au soleil sur des claies (xérès) ou sur des lits de paille pendant plusieurs mois (vins de paille du Jura) ; pendant ce temps, l'évaporation de l'eau augmente la teneur en sucres.

La forme la plus originale de la surmaturation est la pourriture noble. Dans ce cas, le grain est envahi par un Champignon, *Botrytis cinerea,* dont les filaments restent en surface, attaquant la pellicule et consommant le glucose ; les grains se dessèchent sans pourrir ; l'acide tartrique disparaît, tandis qu'il se forme du glycérol, des gommes, de l'acide citrique et de l'acide gluconique. On a alors des moûts très sucrés (350 g par litre), peu acides, donnant des vins de Sauternes très alcoolisés, sucrés et liquoreux puisqu'ils contiennent de la glycérine.

Au cours du vieillissement des vins, un phénomène complexe se déroule après la fermentation alcoolique : des Bactéries lactiques appartenant aux genres *Lactobacillus* et *Leuconostoc* transforment l'acide malique en acide lactique.

Le cidre

C'est un vin de pommes. On inocule le moût avec des levures sélectionnées *(Saccharomyces uvarum, Saccharomyces florentinus).*

La bière

Le moût est constitué de malt ou mélangé avec des grains non germés (dits crus), d'origines diverses (riz, maïs). Durant le brassage, il se produit une double action enzymatique. D'abord l'α et β *amylase* produisent des sucres fermentescibles aux dépens de l'amidon ; il reste toujours des dextrines ; suivant la température du brassage (qui peut varier entre 40 et 70 °C), on obtient une hydrolyse plus ou moins poussée. Or, plus il y a de sucres fermentescibles dans le moût (maltose), plus le degré alcoolique de la bière obtenue est élevé et moins il reste d'extrait non fermenté. Dans le cas des bières brunes, on élève la température du brassage à la fin en vue d'obtenir un début de caramélisation.

Les enzymes protéolytiques hydrolysent les protéines du grain, fournissant des acides aminés nécessaires pour la croissance des levures. Un brassage à haute température favorise l'action de l'α *amylase,* qui produit plus de dextrines. A température plus basse, la β *amylase* est plus active, donnant surtout du maltose (donc de l'alcool). Le moût est filtré et porté dans une chaudière, en présence des cônes de houblon (inflorescences des pieds femelles), à raison de 100 à 350 g de houblon par hectolitre. Les bières brunes sont peu houblonnées et conservent ainsi un arôme de malt. L'ébullition dure une à deux heures et extrait les résines du houblon (humulone et lupulone), responsable de l'amertume de la bière et de la formation de la mousse. En même temps, les enzymes sont détruites, les tanins et une partie des protéines floculent, le moût est stérilisé. On décante le moût, on le refroidit, et on l'inocule avec un levain à raison de 0,3 à 0,5 litre par hectolitre.

Les Levures de bière sont rangées dans deux grands groupes : les Levures basses, appartenant à l'espèce *Saccharomyces carlsbergensis,* et les Levures hautes, classées dans l'espèce *Saccharomyces cerevisiae.*

La fermentation principale terminée, les Levures floculent, et on les élimine. La bière est alors stockée dans des tanks à basse température, où elle se sature en gaz carbonique (3 à 4 grammes par litre), grâce à une fermentation secondaire due aux levures restantes. Elle se clarifie par décantation et subit un affinage du goût pendant une durée qui peut atteindre plusieurs mois. On filtre pour obtenir une bière limpide, que l'on sature en gaz carbonique (0,5 %).

L'asepsie, voire une pasteurisation, les substances antiseptiques du houblon, une certaine acidité (pH 4,4) et une faible teneur en substances nutritives protègent la bière des proliférations bactériennes, responsables des accidents de fabrication (principalement dus à des Bactéries acétiques ou lactiques).

L'alcool éthylique

Les procédés de fabrication dépendent de la matière première. Pour avoir une bonne fermentation, la concentration en sucres fermentescibles ne doit pas dépasser 10 à 12 %. Le pH du moût est compris entre 4,0 et 4,5 afin d'inhiber le développement des Bactéries contaminantes ; on obtient cette acidité en ajoutant de l'acide lactique ou de l'acide sulfurique.

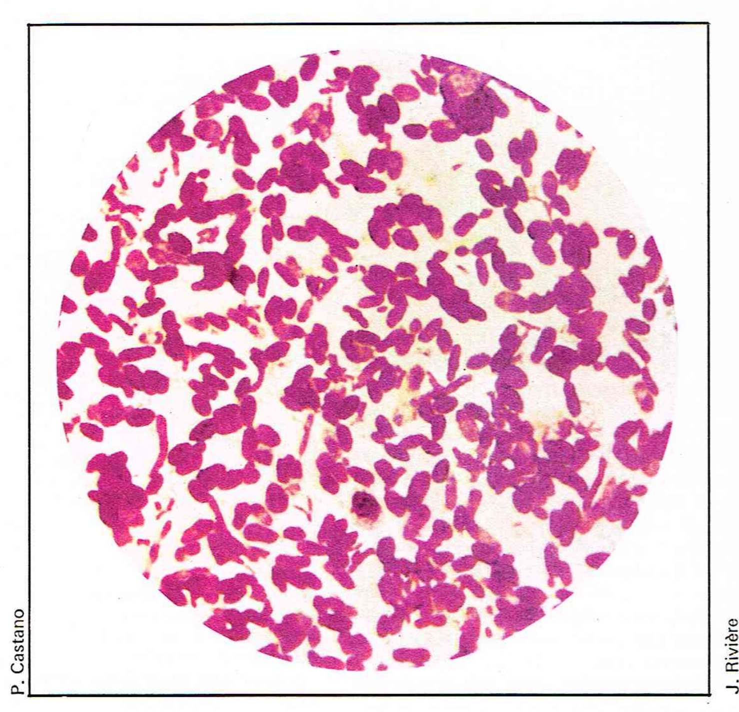
Les matières premières sucrées sont des mélasses, du sérum de fromagerie, ou des lessives sulfitées résiduaires de papeterie. Les matières premières amylacées (amidon de céréales ou de pommes de terre) sont hydrolysées avec des amylases provenant du malt ou d'origine fongique. Le moût est inoculé avec diverses souches telles que

◀ *Ci-contre, à droite, en bas,* **Treponema sp.** *appartient à la famille des Spirochætales pathogènes pour l'homme et pour les animaux.*

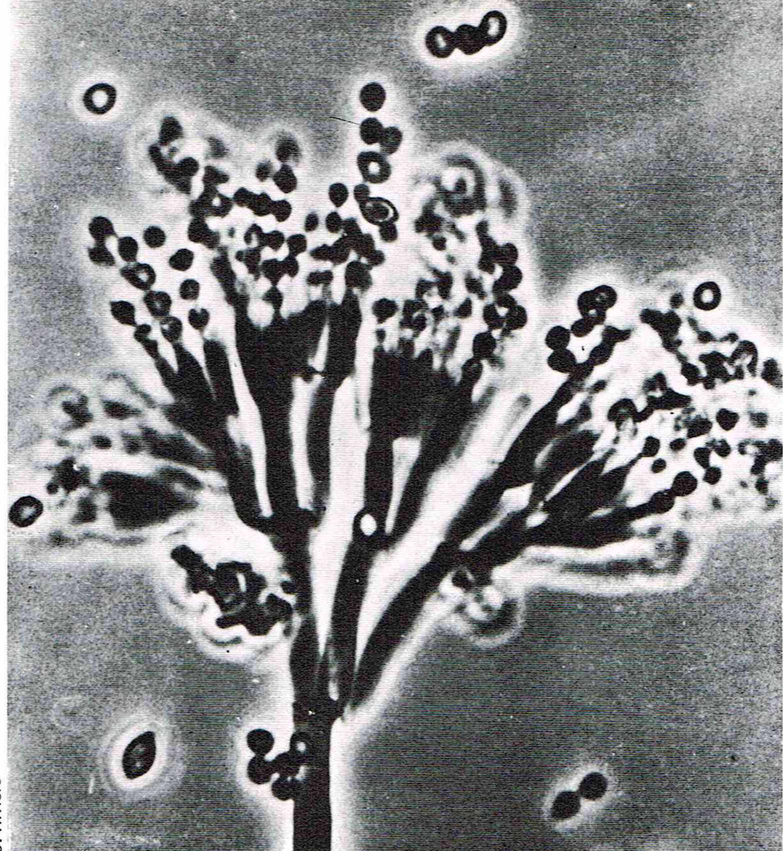
▼ *Fermentation de la bière dans des bacs appropriés ; c'est à ce stade de fabrication qu'intervient l'inoculation de levain à raison de 0,3 à 0,5 litre par hectolitre.*



A. de Gregorio



P. Castano



J. Rivière

▲ *A gauche,* **Acetobacter aceti,** *une des Bactéries du vinaigre. A droite, photomicrographie électronique de* **Penicillium caseicolum,** *Champignon utilisé dans la fabrication du camembert.*

▶ *Page ci-contre, à gauche,* **Lactobacillus bulgaricus,** *une des Bactéries de la fermentation lactique, reconnaissable à sa forme fréquemment allongée (coloration Gram).*

Saccharomyces cerevisiae (fermentant le saccharose ou le maltose provenant de l'hydrolyse de l'amidon), *Candida pseudotropicalis* (fermentant les pentoses contenus dans les lessives résiduaires de papeterie), à raison de 3 à 10 % en volume. La fermentation terminée, on recueille les Levures formées après centrifugation et on les ensemence à nouveau, ce qui augmente les rendements. Ces derniers ne dépassent pas 65 litres d'alcool pour 100 kg de sucre.

La glycérine

C'est un polyalcool dont l'utilisation industrielle est considérable, comme explosif (nitroglycérine), solvant, agent adoucissant ou antigel. Si l'on ajoute du sulfite de sodium dans un moût sucré en train de subir une fermentation alcoolique, il apparaît des quantités importantes de glycérine, selon la réaction suivante :

$$\begin{array}{c} CH_2OH \\ | \\ C = O \\ | \\ CH_2OH \end{array} + 2\,H \longrightarrow \begin{array}{c} CH_2OH \\ | \\ CHOH \\ | \\ CH_2OH \end{array}$$

Cependant, il est assez difficile d'extraire la glycérine par suite des quantités importantes de substances ajoutées pour dévier la fermentation. C'est pourquoi on a essayé d'isoler des souches capables de produire de la glycérine au cours de leur métabolisme normal : certaines souches osmophiles, telles que *Saccharomyces mellis* et *Saccharomyces rouxii*.

La panification

C'est une fermentation alcoolique dans laquelle l'alcool est un sous-produit qui s'élimine tout seul, le rôle principal des Levures étant de produire du gaz carbonique aux dépens des oses de la pâte (glucose et maltose).

L'acide acétique

Quand on abandonne un jus sucré extrait de fruits à la température du laboratoire, il se produit une fermentation alcoolique, puis on voit apparaître un voile bactérien au contact de l'air. Le liquide alcoolisé se transforme en vinaigre sous l'action de Bactéries aérobies strictes appartenant au genre *Acetobacter*. On peut faire du vinaigre avec du vin, du cidre ou de l'alcool dilué, suivant trois procédés :

— Le *procédé d'Orléans,* à base de vin et qui se déroule lentement ; dans des cuves ou des tonneaux à moitié remplis d'un vinaigre riche en Bactéries acétiques qui forment un voile gélatineux en surface, on ajoute, avec précautions, à intervalles réguliers, environ 10 % de vin.

— La *méthode des copeaux,* plus rapide ; on empile dans des cuves des copeaux de hêtre (ou tout autre support inerte), servant de support aux Bactéries acétiques.

— Une technique récente faisant intervenir des *cultures submergées dans des fermenteurs ;* s'il y a un arrêt de l'aération pendant une dizaine de secondes, une grande partie des Bactéries acétiques meurent.

Le rouissage

C'est un vieux procédé qui permet de libérer les fibres cellulosiques de certains végétaux (lin, chanvre, ramie), soudées entre elles par des composés pectiques et constituant la couche lamellaire moyenne des membranes végétales. Les méthodes anaérobies sont les plus anciennes. On peut utiliser des cultures pures de *Clostridium felsineum*. Il apparaît des acides organiques et des gaz que l'on élimine par des lavages ; puis, le rouissage terminé, les fibres sont séchées et séparées mécaniquement du cortex et du bois. Il est possible de réaliser un rouissage aérobie, ou rouissage à la rosée, qui se fait actuellement en cuves aérées, ensemencées avec une souche de *Bacillus comesii*.

Les fromages

Ce sont des conserves de lait, obtenues par coagulation, égouttage et acidification du caillé.

— *Classification des fromages en fonction des actions microbiennes*

On peut donner trois exemples types : les fromages à pâte molle comme le camembert, à pâtes cuites et à pâtes persillées.

● *Fromages à pâte molle.* Le camembert provient d'un caillé mixte. Le lait est ensemencé avec des Bactéries lactiques et emprésuré pendant une heure ou deux ; on le répartit dans des moules, puis on le démoule, et on l'ensemence en surface par pulvérisation de spores de *Penicillium caseicolum*. Au cours du moulage, il se produit une importante fermentation lactique donnant un pH de l'ordre de 4,0. Ensuite, en surface, apparaissent des Levures *(Saccharomyces, Torula, Torulopsis)* fermentant le lactose. Il y a formation d'alcool, d'acides organiques et d'acétate d'éthyle (dont l'odeur caractérise ces jeunes fromages). Le salage a pour but de limiter la croissance d'un Champignon filamenteux, protéolytique, *Geotrichum candidum*. Ensuite, vers le cinquième jour, les filaments du *Penicillium* apparaissent.

Au cours de leur métabolisme, ces Champignons, riches en protéases exocellulaires, jouent un rôle dans la maturation du camembert. Ils oxydent complètement l'acide lactique produit par les Bactéries lactiques, élèvent le pH, rendent le caillé alcalin, éliminent les Levures et permettent l'apparition des ferments du rouge. Ce sont des Bactéries protéolytiques appartenant aux genres *Micrococcus* et *Brevibacterium* qui donnent la coloration orange d'un fromage à point ; leur action protéolytique aboutit à une dégradation totale de la caséine avec production d'ammoniaque.

● *Fromages à pâte cuite.* On commence par mélanger, dans une chaudière, du lait avec de la présure et un levain constitué de Bactéries lactiques thermophiles : *Streptococcus thermophilus* et *Lactobacillus helveticus*. Au bout de 30 à 40 minutes, le lait est caillé, découpé, brassé et chauffé à 53-57 °C. On rassemble ensuite le caillé dans une toile et on le presse; les Bactéries lactiques thermophiles se développent; à la sortie de la presse, le caillé blanc est porté durant trois semaines dans une cave froide (10 à 12 °C) après avoir été salé en surface par frottis. Les Bactéries lactiques *(Lactobacillus)*, qui sont très nombreuses (10^9 par g), meurent, se lysent et libèrent des protéases exocellulaires; on porte alors ces dernières dans une cave chaude (16 °C), qui favorise la croissance d'une nouvelle microflore constituée de Bactéries propioniques *(Propionibacterium shermanii)*; ces Bactéries transforment l'acide lactique en acide propionique, en acide acétique et en gaz carbonique. Les ouvertures dans le fromage sont provoquées par la formation de gaz à l'intérieur de celui-ci. Au cours de son séjour en cave, la croûte est maintenue humide par des lavages fréquents à l'eau salée. On voit apparaître un revêtement visqueux, ou morge, constitué de Bactéries protéolytiques appartenant au genre *Brevibacterium* (*B. linens* et *B. gruyerense*).

● *Fromages à pâte persillée.* Ils contiennent les filaments d'une souche de *Penicillium glaucum* variété *roquefortii*. Ils peuvent être à base de lait de vache (bleus d'Auvergne, gorgonzola, stilton) ou de lait de brebis (roquefort). Pour préparer ces fromages, on incorpore des spores dans le caillé après l'avoir fissuré. Le long de ces fissures, se développent les hyphes du *Penicillium*, qui est aérobie strict. Au cours de son métabolisme, le Champignon oxyde l'acide lactique, solubilise la caséine et hydrolyse partiellement les lipides. Une partie des acides gras est oxydée, donnant lieu à la production de cétones, responsables du goût âcre et constituant l'arôme caractéristique de ce type de fromage. Toutes ces opérations se déroulent dans des caves.

En résumé, la fromagerie est une industrie de fermentation.

— *Transformations chimiques au cours de l'affinage*

Au cours de l'affinage, il se produit de nombreuses transformations chimiques dues au métabolisme des micro-organismes. Ce sont d'abord des dégradations, lors de fermentations microbiennes, des divers constituants du caillé. Le lactose est transformé en acide lactique et en acide citrique. Cet acide lactique donne lieu à la formation d'acide propionique dans les fromages à pâte cuite (gruyère) ou de diacétyle responsable de l'arôme (cheddar). On trouve également, en faibles doses, des acides organiques volatils, jouant un grand rôle dans la saveur et l'arôme. Dans le fromage de Comté, il y a de l'acide propionique et de l'acide acétique. On trouve de l'acide acétique et de l'acide butyrique dans le cheddar. Les lipides sont peu attaqués, sauf dans le cas des fromages à pâte persillée où l'on dose jusqu'à 10 g d'acides gras libres par kg. Certains acides gras subissent la β oxydation; on trouve des méthylcétones, responsables d'un goût piquant dans certains fromages.

L'attaque microbienne porte sur une fraction limitée de la caséine. Ainsi, il y a seulement 35 % d'azote soluble dans le camembert bien fait, avec 8 % d'azote ammoniacal. On dose 10 % d'azote aminé dans le cas du gruyère qui en est riche.

En dehors de ces dégradations, les micro-organismes sont responsables d'une abondante synthèse de vitamines du groupe B, surtout présentes dans la croûte.

Microbiologie industrielle

La microbiologie industrielle est également l'industrie des fermentations. Ce dernier terme désigne tout processus dans lequel des modifications d'ordre chimique sont apportées à un substrat par l'action d'enzymes microbiennes.

Les divers produits de fermentation

On peut classer les produits de la fermentation dans cinq groupes : les micro-organismes eux-mêmes, les métabolites primaires, les métabolites secondaires, les enzymes, et la transformation biochimique de composés définis.

Les cellules microbiennes et les produits de fermentation

Les microbes ont un taux de croissance élevé (tableau A) et une teneur en protéines importante. La quantité de protéines synthétisées par jour est très grande (tableau B).

C'est pourquoi on a eu l'idée d'utiliser des micro-organismes comme aliments au cours de périodes de pénurie, lors des deux grandes guerres mondiales. Au début, comme on savait cultiver des Levures de boulangerie, et qu'on en disposait de grandes quantités en tant que sous-produits de la brasserie, des chercheurs eurent l'idée d'ajouter des Levures sèches aux aliments destinés aux animaux d'élevage. Les résultats furent satisfaisants. Les Levures, en effet, sont capables de synthétiser des acides aminés à partir d'azote et de soufre sous forme minérale (sels d'ammonium, sulfates), qui sont des sources peu coûteuses. En général, ces protéines microbiennes sont riches en *lysine*, acide aminé indispensable, nettement déficient dans les céréales, ce qui permet de les utiliser pour supplémenter une ration alimentaire à base de céréales.

Bien que l'azote aminé ne représente que 70 à 80 % de l'azote total des cellules microbiennes, on y trouve des acides aminés essentiels. On peut comparer leur teneur à celle des protéines du blé et du blanc d'œuf

▼ *En haut, le* tableau A *montre le taux de croissance élevé des microbes et l'importance de leur teneur en protéines, dont la production est recensée dans le* tableau B.

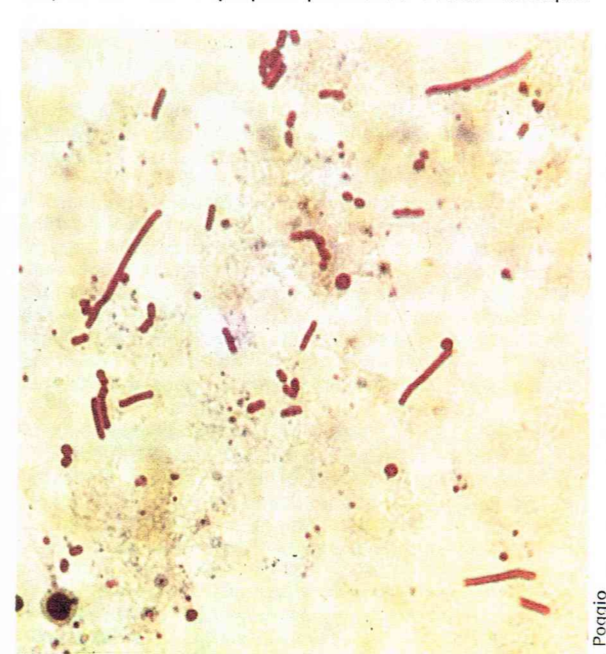

T. Poggio

Tableau A — Taux de croissance et teneur en protéines de quelques micro-organismes

Groupe	Micro-organisme	Taux de croissance (nb de divisions par h)	Teneur en protéines en %
Bactéries	Escherichia coli	3	82
Levures	Hansenula anomala	0,6	53
Algues	Chlorella pyrenoidosa	0,1	44

Tableau B — Protéines produites en 24 heures par divers organismes

Organisme (1000 kg)	Protéines produites par jour en kg	Rendement en %
Bœuf	1	0,1
Soja	10	1
Levures	10^5	1000
Bactéries	10^{11}	1000000000

Tableau C Besoins quotidiens en acides aminés essentiels exprimés en g pour un homme adulte		
Acides aminés essentiels	Recommandation FAO	Quantité minimale
Phénylalanine	2,2	1,1
Méthionine	2,2	1,1
Leucine	2,2	1,1
Valine	1,6	0,8
Lysine	1,6	0,8
Isoleucine	1,4	0,7
Thréonine	1,0	0,5
Tryptophane	0,5	0,25
Total	12,7	6,35

▲ **Tableau C :** ***les besoins quotidiens en acides aminés pour un homme adulte.***

(la protéine alimentaire la mieux équilibrée en ce qui concerne sa composition en acides aminés indispensables) : par rapport au blanc d'œuf, ces protéines microbiennes ont une composition bien équilibrée, sauf en ce qui concerne les acides aminés soufrés ; la teneur en méthionine des Bactéries est plus élevée que celle des Levures, alors que c'est plutôt l'inverse pour la lysine.

Les cellules microbiennes renferment des vitamines. Si les Levures sont particulièrement riches en vitamines du groupe B, c'est parmi les Bactéries que l'on retrouve des teneurs intéressantes en vitamines B_{12}. En plus de ces vitamines, les Algues contiennent du β carotène (provitamine A) et du tocophérol. Les Champignons filamenteux paraissent moins riches.

La composition en acides aminés d'une protéine détermine, dans une large mesure, sa valeur comme source d'azote. En effet, l'homme se procure ainsi les acides aminés essentiels dont il est incapable d'effectuer la synthèse (tableau C). S'il manque un seul de ces acides aminés, ou s'il est en quantités insuffisantes, il n'est plus possible d'assimiler les protéines alimentaires dans leur totalité. Par exemple, un homme se nourrissant exclusivement de riz, déficitaire en lysine, n'assimilera que 66 % des protéines de cet aliment. En fait, tous les aliments, sauf l'œuf, sont déficients en un ou plusieurs acides aminés.

Cependant, dans le cas des protéines microbiennes, la présence d'une paroi rigide peut diminuer l'utilisation des protéines cytoplasmiques. Il est donc indispensable de faire une expérimentation appropriée, en utilisant ces protéines en tant que telles dans des rations alimentaires données à l'homme ou à des animaux. Les premiers essais sont toujours réalisés avec des rats à qui l'on donne la protéine microbienne à tester comme seule source d'azote.

Si l'on appelle I la quantité d'azote ingérée sous forme de protéines microbiennes, F l'azote des fèces, U l'azote de l'urine, on retient trois valeurs caractéristiques données par ce type d'expérience :

▼ **Tableau D :** ***l'utilisation des Levures complète un régime à base de céréales dont les protéines sont pauvres en acides aminés indispensables tels que la lysine et la thréonine.***

Tableau D Effet de l'adjonction de Levures séchées (Candida utilis) sur la valeur nutritionnelle de la farine de riz (rats de 46 g au départ)			
Candida utilis %	Protéine du régime en %	Gain de poids en g	Valeur de l'efficacité protéique
0	6,5	30	1,87
2	5,9	36	2,19
4	7,3	68	2,90
6	7,8	95	3,13
8	8,2	108	3,29
10	9,9	122	3,03
12	11,0	137	2,93
14	11,9	132	2,75

— la *valeur biologique* (VB), ou pourcentage d'azote retenu par rapport à l'azote ingéré en tenant compte des pertes d'azote d'origine endogène :

$$VB = 100 \times \frac{I - (F + U)}{I - F};$$

— la *digestibilité* (D), ou pourcentage de l'azote absorbé par rapport à l'azote consommé en tenant compte seulement de l'excrétion de l'azote présent dans les fèces :

$$D = 100 \times \frac{I - F}{I};$$

— la *valeur de l'efficacité protéique* (P.E.R.), ou proportion de l'azote de la protéine éprouvée retenue par rapport à une protéine de référence, qui est souvent celle du blanc d'œuf. On peut ainsi la mesurer en gain de poids de l'animal pour le même poids de protéine consommée par rapport à la protéine de référence.

Les résultats d'un grand nombre d'expériences font ressortir que les Algues ont une assez faible digestibilité, dont la valeur est comprise entre 50 et 75, alors que celle des Levures peut atteindre 95. On obtient des valeurs voisines de 80 pour *Escherichia coli* et *Micrococcus cerificans,* et de 90 dans le cas d'*Hydrogenomonas eutropha*. Il est important, à ce sujet, de considérer le traitement que les cellules bactériennes ont subi avant d'être incorporées dans la ration ; ainsi, le broyage des cellules de *Bacillus megaterium* fait passer la digestibilité de 56 à 67. Les Protozoaires du rumen, qui assurent pour une bonne part la nutrition azotée des herbivores, ont des digestibilités beaucoup plus élevées, variant de 86 à 96.

Les protéines bactériennes, étant plus riches en acides aminés soufrés que les Levures, ont une valeur biologique plus élevée que ces dernières. Cependant, si l'on ajoute de la méthionine aux Levures, la valeur biologique augmente. Il est possible également d'utiliser des Levures riches en lysine et en thréonine pour complémenter un régime à base de céréales (blé, riz, manioc), puisque les protéines de ces dernières sont pauvres en acides aminés de ces types. Les résultats d'une telle expérience ont été résumés dans le tableau D.

Les expériences effectuées sur des animaux ne sont pas suffisantes ; il est indispensable de faire consommer ces protéines par l'homme pour se rendre compte si elles ne sont pas responsables d'accidents allergiques ou de troubles gastro-intestinaux. Les expériences sur l'homme, faites avec des Algues, sont rares et de courte durée, de l'ordre de 3 à 6 jours. Les sujets ont toléré des doses de 100 g par jour d'un mélange de *Chlorella* et de *Scenedesmus ;* mais à la dose de 200 g par jour, on observe des troubles gastro-intestinaux (nausées, vomissements, flatulences, diarrhées). Si un extrait alcoolique de *Chlorella pyrenoidosa* est parfois bien toléré, celui de *Scenedesmus obliquus* ne l'est pas. La seule expérience effectuée avec des protéines bactériennes consommées par l'homme n'a pas été couronnée de succès. Par contre, les Levures sont beaucoup mieux tolérées. Ainsi, des volontaires humains ont pu manger 135 g de Levures sèches par jour durant 9 jours sans présenter de troubles gastro-intestinaux.

Il faut cependant faire subir divers modes de préparation aux cellules microbiennes avant de les rendre utilisables pour l'alimentation, surtout dans les cas des Algues et des Bactéries. En effet, il existe un certain nombre de facteurs défavorables qui, si l'on ne prend pas quelques précautions, limitent la consommation des protéines microbiennes : présence d'une paroi indigeste, teneur élevée en acides nucléiques, coloration accentuée (surtout dans le cas des Algues), goût désagréable (Algues et Levures).

Il est toujours nécessaire de tuer les cellules avant la consommation. En effet, des cellules microbiennes ingérées vivantes peuvent se développer dans l'intestin, produire des fermentations, libérer des amines toxiques, utiliser les vitamines aux dépens de l'hôte. Toutes ces raisons ont conduit à prévoir des traitements variés ayant pour but de tuer les cellules, d'éliminer totalement ou partiellement la paroi résistante aux enzymes digestives, et de réduire la teneur en acides nucléiques.

Le problème le plus grave, en ce qui concerne l'alimentation humaine, est celui des acides nucléiques :

les cellules microbiennes peuvent contenir de 8 à 25 g d'acides nucléiques pour 100 g de protéines. Après ingestion, ces acides nucléiques sont hydrolysés par des enzymes digestives. Les bases puriques (adénine et guanine) sont alors excrétées sous forme d'*acide urique,* car l'homme a perdu, au cours de son évolution, le pouvoir de produire de l'urate oxydase, qui transforme l'acide urique peu soluble en allantoïne très soluble. En cas d'alimentation riche en acides nucléiques, des dépôts d'acide urique se forment dans le rein, la vessie et les articulations, provoquant des crises de goutte.

C'est pourquoi un grand nombre d'expériences cliniques ont été faites avec des volontaires humains. Dans le cas d'une consommation de 130 g de Levures par jour pendant une semaine, la teneur du plasma en acide urique passe de 4,8 à 8,3 mg pour 100 g, alors qu'elle double dans l'urine; un régime contenant 20 g par jour de protéines microbiennes ayant une teneur de 8,5 % d'acides nucléiques a été très bien toléré. Tous les résultats obtenus permettent de conclure qu'un homme bien portant peut consommer 2 g d'acides nucléiques par jour sans inconvénient. On recherche activement des méthodes peu coûteuses pour diminuer la teneur en acides nucléiques des cellules microbiennes, en vue de leur utilisation par l'homme, le problème ne se posant pas dans le cas des animaux.

Les protéines microbiennes peuvent provenir de Bactéries, de Levures, de Champignons filamenteux et d'Algues.

— *Protéines microbiennes d'origine bactérienne*

● *Bactéries de l'hydrogène* (Hydrogenomonas). Ce sont des Bactéries aérobies qui tirent leur énergie de l'oxydation de l'hydrogène, et leur carbone du gaz carbonique. Elles se cultivent donc dans une solution minérale où l'on fait barboter un mélange gazeux (70 % d'hydrogène, 20 % d'oxygène et 10 % de gaz carbonique) ; le temps de génération varie entre 3 et 7 heures pour une température d'incubation comprise entre 33 °C et 35 °C; on a pu obtenir des rendements de 28 g par litre après 10 jours. Des études faites en cultures continues ont mis en évidence le rôle de l'oxygène comme facteur limitant. Il est difficile d'obtenir un mélange gazeux en proportions convenables ($H_2/O_2 = 2$), à moins de réaliser une électrolyse de la solution nutritive minérale directement dans le fermenteur à l'aide d'électrodes de platine. Dans ce cas, l'hydrogène et l'oxygène produits sont consommés aussitôt par les Bactéries, ce qui supprime le danger d'explosion.

Les réactions qui interviennent sont les suivantes :

Énergie (1) $4\,H_2 + 2\,O_2 \rightarrow 4\,H_2O + 224$ kcal

Assimilation du gaz carbonique (2) $2\,H_2O + CO_2 \rightarrow (HCHO) + H_2O$

Réaction globale (3) $6\,H_2O + 2\,O_2 + CO_2 \rightarrow 5\,H_2O$

Électrolyse de l'eau (4) $6\,H_2O \rightarrow 6\,H_2 + 3\,O_2$

Au cours de l'électrolyse, une mole H_2 est produite à partir de $2 \times 96\,500$ coulombs ou 53,6 ampères-heures :

$$1 \text{ kWh correspond à } \frac{1\,000}{53{,}6} = 18{,}65 \text{ moles } H_2;$$

6 moles H_2 sont donc consommées pour 12 g de carbone formés dans la biomasse, correspondant à 22 g de cellules en poids sec, contenant 11 g de protéines environ. Comme 1 kWh correspond à 66 g de biomasse ou 33 g de protéines, cette Bactérie est susceptible de transformer de l'énergie électrique en corps cellulaires.

En poids sec, la composition cellulaire est la suivante : 50 % de protéines, 15 % d'acides nucléiques et 20 % de paroi.

Les cellules de cette souche sont pauvres en acides aminés soufrés et riches en lysine. Leur digestibilité et leur valeur biologique sont également voisines de celles de la caséine.

Les équations (3) et (4) montrent qu'il y a, après électrolyse de l'eau et croissance bactérienne, une molécule d'oxygène non utilisée et une molécule de gaz carbonique absorbée. C'est pourquoi la N.A.S.A. a effectué des recherches appliquées en vue d'utiliser ces cultures pour régénérer l'atmosphère des capsules spatiales lors des vols interplanétaires. En continu, il faudrait environ de 20 à 30 litres d'une suspension contenant environ 10 g de cellules bactériennes (en poids sec) par litre pour absorber le gaz carbonique produit par la respiration d'un astronaute et régénérer l'oxygène.

● *Bactéries du méthane (méthylobactéries).* Le méthane est un substrat bon marché, non toxique, peu soluble dans l'eau. Les Bactéries oxydant le méthane sont ubiquistes; on les isole dans les eaux (douces et salées), les boues et le sol. L'espèce la plus commune est *Pseudomonas methanica.* La purification étant très difficile, on a beaucoup de mal à éliminer les contaminants. L'oxydation du méthane suit la voie indiquée ci-dessous :

CH_4 (méthane) $\rightarrow$ CH_3OH (méthanol) $\rightarrow$ $HCOOH$ (acide formique) $\rightarrow$ CO_2 (gaz carbonique)

On peut noter que ces Bactéries utilisent également le méthanol comme source de carbone et d'énergie. Cependant, leur utilisation industrielle pose des problèmes dus au danger d'explosion. C'est pourquoi le méthanol présente des avantages, même par rapport aux paraffines (alcanes) qui servent de substrat à diverses Bactéries.

La composition en acides aminés des Bactéries utilisant le méthane ou le méthanol est voisine de celle des Bactéries utilisant le glucose ou les alcanes. Mais il n'y a pas eu suffisamment d'essais nutritionnels réalisés avec des animaux pour que l'on puisse en tirer des conclusions valables.

— *Protéines microbiennes provenant de Levures*

Ce sont celles qui ont fait l'objet d'un très grand nombre d'applications et d'expériences de nutrition de longue durée. Les souches utilisées diffèrent suivant le substrat carboné, mais la composition brute des cellules sèches est peu différente (tableau E).

Tableau E
Composition brute des diverses Levures alimentaires (en % du poids sec)

Constituants	S. cerevisiae Mélasses	Candida utilis Sulfite	S. fragilis Lactosérum	S. cerevisiae Bière
Protéines	50	55	54	45
Lipides	6	5	1	6
Humidité	5	6	7	6
Cendres	7	8	9	8
Sodium	0,3	0,001	–	0,2

▲ **Tableau E :** ***la composition brute des Levures sèches montre que les quantités de protéines sont voisines pour les diverses souches.***

On constate un déficit net en acides aminés soufrés par rapport à la caséine et au blanc d'œuf. *Candida lipolytica* et *Candida tropicalis* sont cultivées sur hydrocarbures. La récupération des cellules de Levures du pétrole est beaucoup plus compliquée et plus onéreuse que celle des Levures développées sur mélasses, car des hydrocarbures non consommés restent à la surface des cellules; d'où la nécessité d'utiliser des solvants et d'éliminer également les lipides. Après séchage, on obtient alors un concentré protéique, d'une bonne valeur nutritionnelle s'il est enrichi en méthionine.

— *Protéines microbiennes à partir de Champignons filamenteux*

Les grains de céréales contiennent environ 10 % de protéines. Si l'on arrive à doubler cette teneur, ces grains constituent un bon aliment pour les animaux d'élevage. De nombreux essais ont été effectués en Angleterre et des résultats intéressants obtenus avec diverses souches de Champignons : *Rhizopus, Fusarium.* Cependant, une extraction paraît nécessaire, car leur paroi, riche en chitine, diminue la digestibilité.

— *Protéines microbiennes à partir d'Algues*

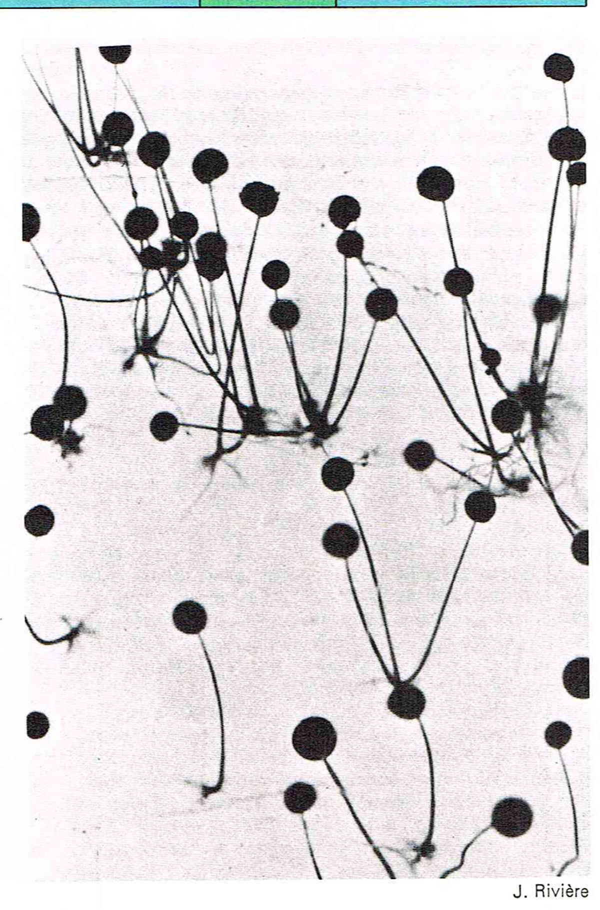
De nombreux chercheurs se sont intéressés aux Algues, du fait que celles-ci utilisent l'énergie lumineuse et le gaz carbonique. Les populations qui vivent autour du lac Tchad consomment des spirulines, Algues qui s'y développent bien, d'où l'idée de les cultiver dans des bassins ensoleillés. Le rendement de la conversion de l'énergie lumineuse étant très faible (de l'ordre de 4 %



R. Bourdu

Tableau F Production excédentaire de certains métabolites primaires			
Produits	Besoins pour la croissance optimale en mg/l	Production en mg/l	Rapport : Quantité produite / Quantité nécessaire
Acide glutamique	300	60 000	$2{,}0 \times 10^2$
Lysine	250	42 000	$1{,}7 \times 10^2$
Acide inosinique (IMP)	25	13 000	$5{,}2 \times 10^2$
Riboflavine	0,5	5 000	$1{,}0 \times 10^4$
Cyanocobalamine	0,001	30	$3{,}0 \times 10^4$

▲ *En haut, la production de protéines microbiennes à partir d'Algues est tentée par certains pays à l'échelle industrielle; l'aménagement d'une telle culture se fait dans des bassins ensoleillés. En bas, le* tableau F *montre que certains métabolites primaires sont produits par les cellules microbiennes à des teneurs bien supérieures aux besoins.*



▶ *Photomicrographie électronique de* Rhizopus, *Champignon filamenteux, source de protéines alimentaires.*

J. Rivière

au maximum) et la pénétration de la lumière dans un bassin envahi par les Algues étant limitée par la turbidité, la profondeur d'un tel bassin ne doit pas dépasser 20 à 30 cm; la biomasse est faible, de l'ordre de 1 g par litre; l'azote et le phosphore doivent être apportés sous forme de sels minéraux. La récolte des Algues est assez onéreuse, car la biomasse est très diluée, sauf si les Algues floculent naturellement. Il est ensuite nécessaire de les sécher.

Des essais de nutrition protéique ont été réalisés dans divers pays. Les Algues contiennent environ 50 % de protéines, mais elles manquent d'acides aminés soufrés et parfois de lysine. Leur digestibilité est faible, à moins d'extraire les protéines (en outre, les consommateurs se plaignent souvent de leur mauvais goût). La faible digestibilité paraît liée à la présence d'une paroi importante (20 % du poids sec), riche en cellulose, résistante aux enzymes. C'est pourquoi des chercheurs ont eu l'idée d'alimenter des Ruminants avec des cellules d'Algues telles quelles, les micro-organismes du rumen dégradant la paroi, et l'ensemble pouvant servir comme un fourrage artificiel. Dans ce dernier cas, la productivité à l'hectare est élevée.

Métabolites primaires

Ils comprennent des alcools (éthanol, butanol, glycérol), des cétones, des vitamines, des acides aminés, des nucléotides et des polysaccharides. Certains métabolites primaires sont produits par les cellules, à des teneurs bien supérieures aux besoins (tableau F).

— *Solvants industriels*

Les solvants industriels : éthanol, glycérol, butanol, acétone et 2-3 butanediol ne sont pratiquement plus préparés par voie microbienne, du fait de la compétition économique avec les industries pétrochimiques qui utilisent les produits de la distillation du pétrole. Les procédés utilisés ont cependant permis d'élaborer les techniques actuelles de la microbiologie industrielle.

— *Acides organiques*

De nombreux acides organiques peuvent s'accumuler dans le milieu de culture, résultant du métabolisme des oses, soit comme produits terminaux de la glycolyse (acide lactique), soit provenant de l'oxydation incomplète de ces oses (acides citrique, itaconique, gluconique). Ces acides sont largement utilisés dans diverses industries.

L'acide lactique sert à acidifier des produits alimentaires (extraits de fruits, limonades, sirops, moûts de brasserie, saumures). On l'emploie comme mordant pour l'impression des lainages ou la teinture des soieries. La tannerie a besoin d'acide lactique pour décalcifier les peaux, les chiper et les gonfler. C'est aussi un produit de base dans la fabrication des matières plastiques. Les esters lactiques sont des solvants et des plastifiants qui interviennent dans la constitution des encres et des laques. Le lactate de chaux et le lactate de fer sont des médicaments. Le lactate de cuivre permet de préparer des bains d'électrolyse. On utilise des souches de *Lactobacillus*. De nombreuses matières premières sont employées (lactosérum, mélasses, amidon hydrolysé).

Il est parfois plus avantageux d'avoir des oses purs (glucose, saccharose) pour simplifier les opérations d'extraction et de purification.

● L'*acide gluconique* a beaucoup d'applications. Sous forme de sels (Ca, Fe, K), il permet d'introduire des cations dans la ration alimentaire. En outre, il diminue pour certains médicaments (antibiotiques) leur toxicité et pour d'autres (aspirine) leurs propriétés irritantes. Cependant, l'utilisation la plus fréquente de cet acide se trouve dans le nettoyage des métaux et le lavage des bouteilles : en effet, le gluconate de sodium permet d'adoucir les eaux calcaires sans risquer des précipitations de sels de calcium, propriété intéressante dans le cas des machines automatiques à laver les bouteilles. On l'emploie aussi sous forme de Δ-gluconolactone comme acidifiant dans divers produits alimentaires (Levure chimique, préparations à base de lait, charcuteries). Cet acide est préparé à l'aide de souches d'*Aspergillus niger* dans des milieux contenant 35 % de glucose, à condition d'ajuster et de maintenir le pH à 6,5 avec une aération importante tout au long de la fermentation.

● L'*acide citrique* est utilisé dans l'industrie alimentaire (boissons gazeuses, confiserie, conserverie), dans l'industrie des cosmétiques et comme agent séquestrant dans les lessives. On emploie des souches d'*Aspergillus niger* obtenues après mutations ou hybridations, donnant des rendements élevés. La synthèse de l'acide citrique se fait lorsque le milieu (sels minéraux et sucres, glucose, saccharose ou mélasses) est déséquilibré : on suppose qu'il manque un des constituants nécessaires à la biosynthèse d'une enzyme intervenant dans le cycle de Krebs. C'est le cas du fer et de la *cis aconitase*. C'est pourquoi la teneur en fer du milieu est un des principaux facteurs conditionnant le rendement. Parfois même, dans le cas des mélasses qui contiennent trop de fer, on doit précipiter ce dernier à l'aide de ferrocyanures. On peut également préparer de l'acide citrique de fermentation avec des souches de Levures *(Candida lipolytica)* qui produisent jusqu'à 112 g d'acide citrique par litre (après 3 jours d'incubation à 30 °C) à partir de paraffines.

● L'*acide itaconique* sert à fabriquer des résines, car les esters de cet acide peuvent être polymérisés et substitués à l'acide acrylique. Ces résines sont employées en papeterie, dans la préparation de fibres synthétiques (courtelle) et dans l'obtention de dents artificielles. C'est une souche d'*Aspergillus terreus* isolée d'un sol du Texas qui a servi à faire les mutants dont on se sert actuellement. Là encore, le rendement est fonction de la concentration du milieu en oligo-éléments (tableau G).

— *Vitamines*

Beaucoup de micro-organismes prototrophes ont la propriété de synthétiser des facteurs de croissance à partir d'éléments simples présents dans le milieu de culture (tableau H). Mais ces vitamines ne s'accumulent pas dans le milieu, et les généticiens n'ont pas encore réussi à préparer des souches à rendements élevés. C'est pourquoi on ne prépare commercialement qu'un petit nombre de vitamines.

● Le β *carotène,* précurseur de la vitamine A, est utilisé comme colorant dans certains produits alimentaires (margarines). Il est extrait des filaments d'un Champignon sexué, *Blakeslea trispora*. On prépare aussi de la riboflavine (vitamine B_2), à partir de cultures de Levures ou de Champignons phytopathogènes *(Ashbya gossypii)*.

● La *vitamine* B_{12} est la plus intéressante. Elle joue un grand rôle dans le traitement de l'anémie et stimule l'appétit. Dans la nature, sa biosynthèse est uniquement microbienne. En effet, chez les Ruminants, elle est fournie par la microflore du tractus digestif, d'où elle s'accumule dans le foie. L'homme et les autres animaux, qui ne paraissent pas pouvoir utiliser celle qui est produite par des Bactéries intestinales, dépendent de leur alimentation carnée pour leur approvisionnement. C'est pourquoi on incorpore de 10 à 15 mg de vitamine B_{12} par tonne d'aliments du bétail quand ceux-ci contiennent surtout des protéines végétales. De nombreuses souches de *Streptomyces* producteurs d'antibiotiques en synthétisent, et ce fut pendant longtemps un sous-produit de la fabrication des antibiotiques. Il existe maintenant divers procédés pour l'obtenir, mais ce sont des souches de Bactéries propioniques *(Propionibacterium shermanii)* qui donnent les rendements les plus élevés. Signalons qu'une dose



C. Bevilacqua

▲ ***Culture d'*Aspergillus niger. *Ce Champignon microscopique est utilisé dans la production d'acide citrique.***

▼ ***En haut, le* tableau G *montre que le rendement en acide itaconique est fonction de la concentration du milieu en oligo-éléments. En bas, le* tableau H *indique la teneur en vitamines dans trois souches bactériennes.***

Tableau G
Rendement en acide itaconique en fonction de la concentration du milieu en cations

Fe mg/l	Rendement %	Ca mg/l	Rendement %	Cu mg/l	Zn/ml	Rendement %
0	57	0	9	0	0	16
1	25	337	43	0	0,5	43
2	27	2 700	59	0,5	0,5	55

Tableau H
Teneur en vitamines dans les cellules bactériennes (en ppm en poids sec)

Vitamines	Enterobacter aerogenes	Pseudomonas fluorescens	Clostridium butyricum
Acide nicotinique	240	210	250
Riboflavine	44	67	55
Thiamine	11	26	9
Pyridoxine	7	6	6
Acide pantothénique	140	91	93
Acide folique	14	9	3
Biotine	4	7	non synthétisée

bien précise de cobalt est nécessaire dans le milieu de culture (tableau I).

● La *vitamine C* (acide ascorbique) est préparée industriellement à partir du L sorbose, lequel provient de la fermentation du D sorbitol (résultant d'une hydrogénation catalytique du glucose) par une souche d'*Acetobacter suboxydans*.

— *Acides aminés*

Un grand nombre de micro-organismes sont capables d'élaborer, à partir de glucides et de sels ammoniacaux, les acides aminés nécessaires à la biosynthèse de leurs protéines. Bien que ces acides aminés soient un stade transitoire dans cette biosynthèse, ils peuvent être excrétés en quantités minimes dans le milieu à la fin de la phase exponentielle. De nombreuses souches mutantes ayant perdu les mécanismes normaux de la régulation ont été préparées, donnant des rendements élevés en divers acides aminés. Seuls l'acide glutamique et la lysine sont produits à l'échelle industrielle en vue d'un usage alimentaire.

● L'*acide glutamique* est une substance d'arôme. Sous forme de monoglutamate de sodium, on en met dans de nombreux aliments où il donne un goût de bouillon (potages en poudre). Un mutant de *Corynebacterium glutamicum* en excrète plus de 60 g par litre. La fermentation dure 40 heures à 30 °C. Le milieu contient du glucose ou des mélasses. Une souche de *Corynebacterium hydrocarboclastus* utilise les paraffines, le rendement atteignant 75 g par litre.

● Un autre mutant de *Corynebacterium glutamicum* produit 60 g par litre de *lysine*, avec un rendement de 25 % par rapport au glucose consommé. Cet acide aminé, indispensable à la croissance de l'homme et des animaux, se trouve en faibles quantités dans de nombreuses protéines végétales.

Les nucléotides, dont la production industrielle a fait l'objet de recherches importantes au Japon, présentent des propriétés gustatives qui renforcent l'action du monoglutamate de sodium. Outre leur saveur propre, ils donnent l'illusion d'une certaine viscosité dans les potages, créant une impression de corps et de richesse de goût. On peut les obtenir à partir d'acides ribonucléiques traités par un système enzymatique complexe, d'origine microbienne. Mais la fermentation directe, possible avec des mutants de *Corynebacterium glutamicum* ou de *Brevibacterium ammoniagenes*, permet d'obtenir des rendements de 70 g par litre.

— *Polysaccharides*

De nombreux micro-organismes sont capables de synthétiser des polysaccharides exocellulaires qui rendent visqueux le milieu liquide où ils se développent. Il faut, en général, peu d'azote et de phosphore (par rapport au sucre) dans le milieu pour obtenir une production abondante de tels polysaccharides. On essaie de remplacer les gommes végétales, solubles dans l'eau, par des polysaccharides microbiens.

Les applications sont nombreuses : stabilisateurs dans l'industrie alimentaire (sirops et crèmes glacées), peintures (suspension des pigments), industrie textile (dispersion des pigments colorés pour l'impression et la teinture des tissus), cosmétiques (augmentation de la viscosité des lotions et des dentifrices), industrie pétrolière (additif dans les boues de forage, extraction secondaire du pétrole par injection de solutions visqueuses). Des rendements élevés, atteignant près de 50 % de la source de carbone, ont été obtenus ; cependant, seuls des produits bon marché, ayant des propriétés intéressantes, peuvent s'imposer commercialement.

On distingue les *homopolysaccharides* et les *hétéropolysaccharides*. Dans le premier groupe, on trouve les dextranes, polymères du glucose produits au cours de la croissance d'une souche de *Leuconostoc mesenteroides* dans un jus sucré. Un hétéropolysaccharide est produit par *Xanthomonas phaseoli*, Bactérie pathogène responsable de la gomme du haricot. La viscosité de ce polysaccharide, polymère de glucose, de mannose et de glucuronate, est indépendante de la température, du pH, de la teneur en sels minéraux, ce qui lui confère de nombreuses utilisations possibles, en particulier pour solidifier les boues de forages pétroliers (surtout quand il y a de l'eau de mer). Dans un milieu contenant 20 g par litre de glucose, on obtient 15 g par litre de polysaccharides que l'on précipite par les solvants.

Métabolites secondaires

Ils comprennent les insecticides biologiques, les gibbérellines, les alcaloïdes de fermentation et les antibiotiques.

— *Insecticides*

C'est avec une Bactérie sporulée pathogène pour les larves de Lépidoptères, *Bacillus thuringiensis*, que l'application pratique d'un insecticide biologique a été réalisée la première fois. Ces larves (chenilles) sont paralysées une heure après l'ingestion d'une culture sporulée, alors que les cellules végétatives contenues dans une culture jeune sont sans action. Si l'on examine au microscope des cultures en train de sporuler, on voit apparaître, en même temps que la spore, un cristal à l'autre pôle de la cellule. Ce cristal, de constitution protéique, est soluble en milieu alcalin. Quand une larve ingère un tel cristal, celui-ci se dissout dans la cavité digestive dont le pH est alcalin, et des protéases transforment cette protoxine en petites molécules toxiques actives. Il existe une souche dont 32 % du poids total de la masse sporulée est constitué par cette protéine cristallisée, à toxicité élevée vis-à-vis des chenilles.

L'homme et les autres animaux n'y sont pas sensibles, probablement du fait de leur acidité gastrique, la pepsine transformant le cristal en substance atoxique. Comme les Insectes utiles, les abeilles par exemple, ne sont pas sensibles à de faibles doses, on a eu l'idée d'utiliser les spores de cette Bactérie comme insecticide sélectif. La préparation industrielle est très simple : les cultures se font à partir d'un milieu amylacé, en fermenteur, et le moût fermenté est séché par atomisation. Le produit en poudre est utilisé à la dose du DDT.

Il existe d'autres micro-organismes doués de propriétés insecticides : Champignons *(Beauveria bassiana)*, virus, Nématodes, dont l'utilisation à l'échelle industrielle n'est pas encore possible. De telles préparations pourront rendre de grands services lorsque les chercheurs auront mis au point la sélection de souches appropriées et des méthodes de culture économiques. Actuellement, ces insecticides biologiques servent à protéger les plantes des attaques par les chenilles. On a pu ainsi obtenir des feuilles de tabac dépourvues de toute trace d'insecticide chimique.

— *Acide gibbérellique*

A partir d'un Champignon, *Fusarium moniliforme*, responsable d'une maladie se traduisant par l'élongation des entre-nœuds des jeunes pousses du riz, on prépare de l'acide gibbérellique de fermentation, ou gibbérelline A_2. Elle sert, en malterie, à augmenter la teneur en amylase tout en réduisant le développement des radicules de l'orge germée. Malgré de nombreuses expérimentations,

Tableau I
Production microbienne de vitamine B_{12}

Souche	Milieu	Aération	Température en °C	Durée de fermentation en h	Rendement en mg/l
Propionibacterium shermanii	Corn steep Glucose Cobalt Ammoniaque	Anaérobiose	30	80	100
Streptomyces olivaceus	Farine de soja Glucose Cobalt Sels minéraux	Aérobiose	28	96	5,7
Bacillus coagulans	Corn steep Cyanure Cobalt Acide citrique Triéthanolamine	Aérobiose	55	18	6,0
Pseudomonas denitrificans	Bétaïne Acide oxalique Cobalt	Aérobiose	30	–	200

▲ ***Le tableau I indique la production microbienne de vitamine B_{12}.***

ses utilisations dans l'agriculture (pour augmenter les rendements) ou dans l'horticulture (afin de rendre la floraison indépendante du photopériodisme) n'ont pas abouti à des résultats concluants.

— *Alcaloïdes*

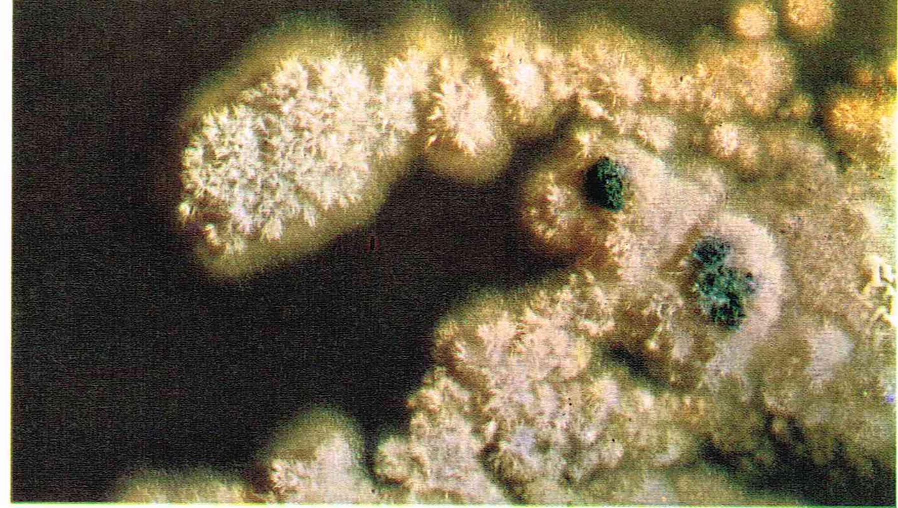
Les alcaloïdes de fermentation sont produits par des souches de *Claviceps purpurea* (responsable de l'ergot du seigle) cultivées en fermenteur. Le milieu doit contenir beaucoup de sucre (300 g par litre) ; ensuite on extrait les divers alcaloïdes par le chloroforme.

Ces composés ont une action pharmacologique sur le système nerveux sympathique. Le plus connu est le diéthylamide de l'acide lysergique (ou LSD), qui est un hallucinogène puissant.

— *Antibiotiques*

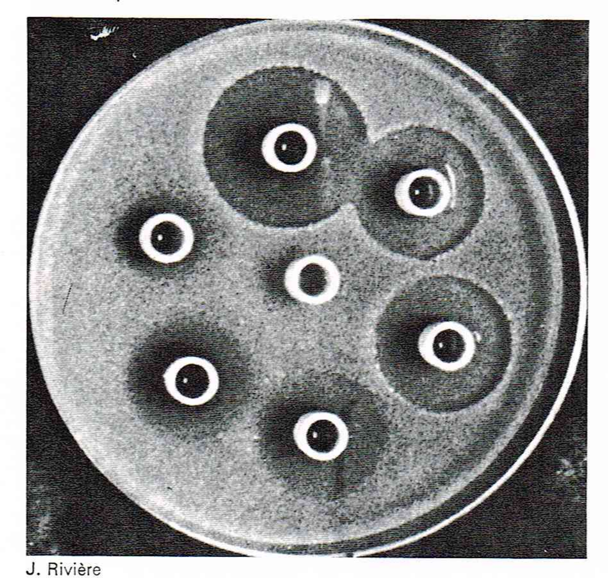
Ce sont des substances chimiquement définies, produites par des micro-organismes, et capables d'inhiber la croissance d'autres micro-organismes et de les détruire, en solution diluée, *in vitro* ou *in vivo*. Bien que la pénicilline, premier antibiotique connu, soit synthétisée par un Champignon, on s'est vite aperçu que 40 % des souches du genre *Streptomyces* isolées du sol sont productrices d'antibiotiques.

Quand on pense avoir découvert une souche source d'un nouvel antibiotique, de longues recherches sont nécessaires avant d'obtenir un produit commercialement utilisable. En effet, un antibiotique à usage thérapeutique doit ne pas être toxique, ne pas précipiter les protéines du sérum, ne pas hémolyser les globules rouges, ne pas toucher les globules blancs, et ne pas provoquer de réactions allergiques ; il faut qu'il soit soluble dans l'eau, relativement stable, actif vis-à-vis des microbes pathogènes à des concentrations réalisables en clinique humaine ; en outre il ne doit pas avoir de pouvoir pyrogène, c'est-à-dire que son injection ne doit pas donner lieu à une poussée de fièvre. (Bien entendu, si un nouvel antibiotique a une action thérapeutique remarquable, il est possible de l'utiliser malgré quelques défauts.) On peut classer les antibiotiques d'après leur constitution chimique (tableau J).



C. Bevilacqua

▲ ***A partir de ce Champignon (mycélium blanc)*** **Fusarum moniliforme,** ***on prépare de l'acide gibbérellique, ou gibbérelline*** A_3 ***(on observera les deux masses vertes qui sont des*** **Penicillium*).***



J. Rivière

◀ ***Mise en évidence de l'action antibiotique d'un filtrat de culture vis-à-vis d'une souche pathogène.***

Tableau J
Principaux antibiotiques utilisés en thérapeutique

Structure chimique	Souche productrice	Nom	Germes sensibles	Inconvénients
Oligopeptidique	Penicillium chrysogenum	Pénicilline	Bactéries Gram positives	-
	Cephalosporium	Céphalosporine	Bactéries Gram positives	-
	Streptomyces venezuelae	Chloramphénicol	Salmonella typhi	Toxique vis-à-vis des cellules de la moelle
Polypeptidique	Bacillus subtilis	Bacitracine	Nombreux germes	Hémolytique, donc applications locales
	Bacillus brevis	Tyrothricine	Nombreux germes	
Glucosidique	Streptomyces griseus	Streptomycine	Bactéries Gram négatives Bacille tuberculeux	Légère toxicité
Tétracycline	Streptomyces aureofaciens	Auréomycine Oxytétracycline Terramycine Chlortétracycline	Nombreux germes	Ne modifie pas la flore intestinale
Macrolidique	Streptomyces erythreus	Érythromycine	Bactéries Gram positives	-
	Streptomyces mediterranei	Rifamycine	Bacille tuberculeux	-
Polyénique	Streptomyces noursei	Nystatine	Champignons pathogènes	-

◀ ***Le tableau J*** *indique* ***le classement des antibiotiques d'après leur constitution chimique, et leur utilisation en thérapeutique.***

Les microbes pathogènes deviennent résistants aux antibiotiques. C'est ainsi que, dans un hôpital de Londres, après avoir employé la pénicilline pendant cinq ans, on s'est aperçu que 95 % des staphylocoques isolés étaient devenus résistants; en effet, ces derniers, sous l'action d'une enzyme, la *pénicillinase*, transforment la pénicilline en acide pénicilloïque inactif. Mais des chercheurs ont isolé une *amidase*, enzyme d'origine microbienne, qui transforme la pénicilline en acide 6-aminopénicillanique. A partir de cet acide, des chimistes ont préparé des pénicillines (dites synthétiques) actives vis-à-vis des germes résistants, car elles sont insensibles à la *pénicillinase*.

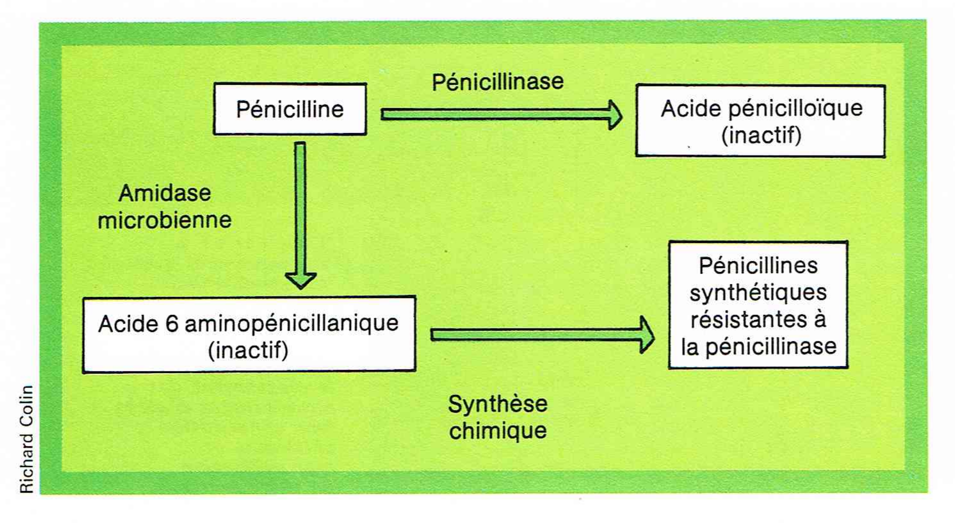
C'est cette acquisition par les microbes pathogènes de résistance qui entraîne la nécessité de rechercher de nouveaux antibiotiques. On essaie également de découvrir des substances antibiotiques douées de propriétés antivirales et antitumorales, bien que le dépistage soit difficile. Des chercheurs japonais ont extrait un antibiotique, la *bléomycine*, qui provoque la rupture des acides désoxyribonucléiques. Cette substance, cytotoxique, est inactivée par la plupart des tissus et s'accumule dans la peau, ce qui permet de l'employer pour le traitement de certains cancers de la peau (carcinome). Il existe également des substances antibiotiques spécifiques vis-à-vis de certains germes pathogènes pour les plantes. C'est le cas de la *kasagumycine*, qui sert à traiter le riz malade.

Enzymes

Les fermentations sont le résultat de l'activité enzymatique des micro-organismes; il est cependant parfois intéressant d'obtenir à l'échelle industrielle des enzymes microbiennes, considérées alors comme des produits de fermentation. Ce sont, en général, des enzymes exocellulaires, qui ont pour objet d'hydrolyser diverses molécules. Toutefois, quelques-unes sont endocellulaires et plus difficiles à obtenir, car il faut désintégrer au préalable les cellules microbiennes qui les contiennent avant de les extraire et de les purifier; c'est le cas, par exemple, de l'*invertase*, de l'*asparaginase* et de l'*urate oxydase*. La recherche de micro-organismes, sources d'enzymes, se fait surtout à partir de prélèvements de sol à l'aide de cultures d'enrichissement. Aussi arrive-t-on à isoler plusieurs micro-organismes différents produisant la même enzyme.

Prenons l'exemple de l'*amyloglucosidase*, qui hydrolyse l'amidon en glucose. Cette enzyme s'obtient à partir de cultures de diverses souches d'*Aspergillus (A. niger, A. awainori, A. phoenicis)*, de *Rhizopus (R. delemar, R. oryzae)* et d'*Endomycopsis*. Une fois la souche obtenue, on cherche à avoir des mutants à rendement élevé : il en est ainsi des mutants d'*Aspergillus oryzae*, qui produisent 15 fois plus d'amylase que la souche sauvage d'origine. En agissant sur la composition du milieu de culture et la durée de la fermentation, on arrive à augmenter considérablement les rendements.

Le cas de la *L asparaginase* est particulièrement intéressant. En 1953, un chercheur observa que certaines leucémies de la souris disparaissaient après injection de sérum de cobaye. Huit ans après, on a mis en évidence que le facteur responsable contenu dans le sérum était une L asparaginase : les cellules cancéreuses avaient perdu le pouvoir de synthétiser la L asparagine, en l'absence de laquelle elles ne pouvaient pas croître et se diviser. Il apparaissait donc possible de traiter ces leucémies à condition de préparer cette enzyme. Or, deux chercheurs purent l'obtenir à partir de cultures d'*Escherichia coli* (colibacille), en notant cependant que la production microbienne de la L asparaginase est limitée à un temps très court. Le milieu contient du glucose, des peptones et de l'hydrolysat de caséine. Comme c'est une enzyme induite qui n'est synthétisée qu'en présence du substrat sur lequel elle agit, on ajoute de la L asparagine dans le milieu de culture. Les conditions de la fermentation sont très curieuses. En effet, en aérobiose, la croissance cellulaire est importante, mais il y a peu d'enzyme, alors que c'est l'inverse en anaérobiose. De ce fait, la fermentation s'effectue en deux phases. La première dure huit heures, puis on supprime l'aération. Il faut alors 60 minutes pour que le taux de synthèse de l'enzyme atteigne sa valeur la plus élevée, qui se maintient pendant environ deux heures. On récolte aussitôt les cellules microbiennes et l'on extrait l'enzyme.



▼ ***Représentation schématique de l'obtention de pénicillines synthétiques.***

— *Utilisations et sources d'enzymes d'origine microbienne*

● *Amylases*. Il s'agit d'un mélange de trois enzymes comprenant en proportions variables, suivant les souches *(Bacillus* ou *Aspergillus)* : une *α amylase* qui agit sur l'amidon, donnant des dextrines et du maltose, une *maltase*, qui hydrolyse le maltose en glucose, une *amyloglucosidase*, qui hydrolyse l'amidon en glucose.

Les *amylases fongiques* hydrolysent l'amidon en sucres fermentescibles utilisés dans le cas de la distillerie, permettent de préparer des farines plus digestes pour les enfants, donnent des sirops sucrés à partir d'amidon de maïs. Elles servent à solubiliser l'amidon des extraits de fruits, évitant ainsi l'apparition de troubles dans ces jus. On les emploie en papeterie pour préparer de l'amidon servant lors de l'encollage et du couchage du papier. Un apport d'amylases dans la farine conduit à l'obtention d'un pain plus aéré.

Les *amylases bactériennes*, qui ont une plus grande stabilité à la chaleur, conviennent très bien à l'industrie textile. En effet, au cours du tissage, la chaîne est soumise à des efforts qui risquent de la casser. On renforce le fil en le trempant dans un apprêt d'amidon. Le tissage terminé, le tissu est plongé dans une solution diluée d'enzymes à 50 °C. Ces amylases bactériennes hydrolysent l'apprêt amylacé lors du désencollage, et les produits solubles partent après lavage.

● *Lactase* (β galactosidase). Au cours de la fabrication des crèmes glacées, le lactose peut quelquefois cristalliser lorsque sa concentration est trop élevée et rendre la dégustation du produit fini désagréable, comme s'il contenait du sable fin. On prévient cet accident en ajoutant, au préalable, une lactase extraite de Levures fermentant le lactose.

● *Invertase*. Elle est produite par des Levures de bière cultivées dans un milieu à base de saccharose. C'est une enzyme endocellulaire comme la lactase que l'on obtient facilement en séchant les cellules après autolyse, car elle se conserve bien. Elle hydrolyse le saccharose en un mélange de glucose et de fructose, qui sont plus solubles, ce qui permet, en confiserie, de faire des bonbons dont la partie centrale reste liquide.

● *Glucose isomérase*. Préparée à partir de souches du genre *Streptomyces*, elle donne la possibilité d'obtenir des sirops très sucrés à partir de jus glucosés, car le fructose a un fort pouvoir sucrant.

● *Protéases*. Elles sont d'origine bactérienne *(Bacillus)* ou fongique *(Aspergillus)*. Des protéases bactériennes servent en tannerie lors du confitage des peaux, qui consiste en une légère hydrolyse donnant un meilleur grain au cuir. D'autres protéases, produites par des *Streptomyces*, sont utilisées lors de l'épilage et le délainage des peaux. Dans l'industrie textile, les protéases bactériennes servent à dégommer la soie brute en solubilisant la séricine, substance gommeuse qui entoure la fibre protéique; quand l'apprêt de la soie est constitué de gélatine ou de caséine, les protéases de ce type éliminent ces substances au moment du désencollage. Elles servent aussi à récupérer l'argent des films usagés après hydrolyse de la gélatine. On en emploie de grandes quantités dans les lessives biologiques, où elles éliminent

les taches protéiques (particulièrement celles de sang). Il s'agit de protéases alcalines supportant des températures et des pH élevés, tout en étant actives en présence de perborate de sodium. Comme elles n'ont pas de ponts disulfures, l'oxydation provoquée par le perborate ne change pas leur structure tertiaire.

On peut ranger dans ce groupe d'enzymes les présures microbiennes, habituellement d'origine fongique *(Mucor pusillus)*, qui, dans les fromageries, remplacent la présure de veau pour cailler le lait.

- *Pectinases*. D'origine fongique *(Aspergillus, Penicillium)*, elles servent à clarifier les jus de fruits lors d'une filtration ; elles sont efficaces seulement quand les matières pectiques ont été précipitées. On arrive aussi à concentrer des jus de fruits ou à les réfrigérer sans qu'ils se prennent en masse. Ces pectinases évitent la fermentation des grains de café avant torréfaction, car elles dissolvent les mucilages qui entourent ces grains.
- *Lipases*. Provenant de souches du genre *Rhizopus*, elles servent surtout à dégraisser les laines.
- *Glucose oxydase et catalase*. Ce mélange d'enzymes fongiques *(Aspergillus niger, Penicillium notatum)* sert à éliminer le glucose pour éviter le brunissement de certains produits alimentaires conservés sous forme de poudre (poudre d'œuf).
- *Naringinase*. Synthétisée par une souche d'*Aspergillus niger*, elle permet de supprimer l'amertume du jus de certaines variétés d'oranges contenant de la naringine.

— *Applications médicales des enzymes microbiennes*

Elles sont nombreuses. On peut utiliser les enzymes microbiennes pour suppléer une déficience dans la production d'enzymes digestives. Ainsi, des amylases fongiques résistantes à l'acidité *(Aspergillus niger)*, souvent associées à des cellulases *(Trichoderma viride)*, sont un remède contre les fermentations intestinales ; des lipases fongiques *(Aspergillus oryzae, Candida lipolytica)* compensent une déficience en lipases pancréatiques ; une lactase fongique intervient dans la préparation de produits lactés ne provoquant pas d'accidents d'intolérance au lait, fréquents dans les populations des régions en voie de développement (en effet, par suite d'un manque de β galactosidase, le lactose non hydrolysé n'est pas absorbé par la muqueuse intestinale et provoque des fermentations gazeuses dans le gros intestin).

Comme la L asparaginase est injectée par voie intraveineuse, pour éviter des réactions immunologiques au cours d'un traitement de longue durée, on en prépare à partir de plusieurs souches appartenant à des genres distincts.

Les enzymes purifiées provenant d'une souche de streptocoques hémolytiques sont utilisées, par perfusion, pour traiter des cas graves (infarctus, embolies) lors d'accidents cardio-vasculaires.

Une collagénase purifiée, provenant d'une souche de *Clostridium histolyticum*, élimine les tissus morts ou infectés dans les cas d'ulcères de la peau ou de graves brûlures.

Une urate oxydase, préparée à partir d'une culture d'*Aspergillus flavus*, permet de traiter les dépôts d'acide urique (maladie de la goutte) en les solubilisant progressivement.

On peut retenir qu'il existe divers modes d'utilisation des enzymes microbiennes. Le plus simple consiste à faire agir l'enzyme sur un substrat soluble, dans des conditions bien déterminées (température, pH, concentrations) ; ensuite, on recueille le produit résultant de la réaction recherchée.

Mais l'enzyme ne peut servir qu'une seule fois. C'est pourquoi on a eu l'idée d'insolubiliser les enzymes en les fixant de diverses manières. Il existe une méthode simple pour obtenir, en continu, du fructose à partir d'une solution de glucose : à partir de xylanes se trouvant dans le son de blé, *Streptomyces albus* produit une glucose isomérase intracellulaire stable à la chaleur ; on peut donc réaliser une colonne de cellules tuées par chauffage et faire fonctionner le système en continu.

Transformation biochimique de composés définis

C'est dans le domaine des stéroïdes que les micro-organismes ont eu une action particulièrement spectaculaire au cours de ces dernières années. Les stéroïdes sont des substances ayant un squelette commun : le noyau perhydro 1-2 cyclo pentano phénanthrène.



▲ ***Des souches de* Penicillium *servent à préparer diverses enzymes fongiques, notamment des pectinases et de la glucose oxydase plus de la catalase.***

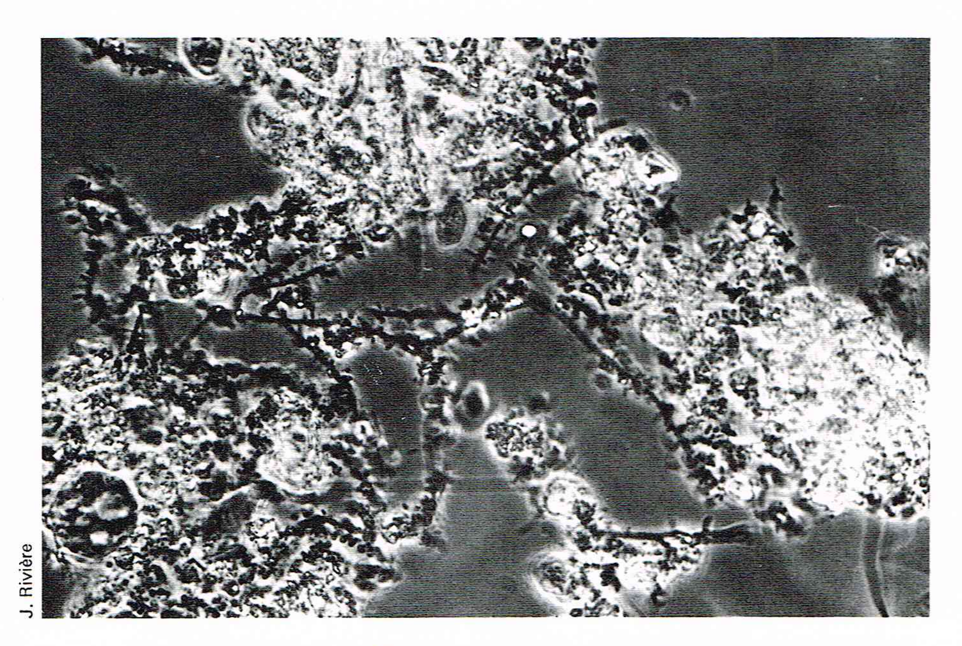
Il existe des stéroïdes microbiens (ergostérol), végétaux (diosgénine), animaux (cholestérol, acides biliaires, hormones du cortex surrénal et hormones sexuelles). C'est pourquoi, on a eu l'idée d'utiliser des stéroïdes comme agents thérapeutiques puisqu'ils étaient des régulateurs du métabolisme animal. C'est ainsi qu'on a mis en évidence l'action bienfaisante de la cortisone, qui réduit l'inflammation dans le cas des maladies de peau et des arthrites rhumatismales. Pour ce faire, la présence d'un groupement oxygéné sur le carbone 11 était essentielle ; la synthèse chimique exigea deux ans de travail pour obtenir de la cortisone à partir de l'acide désoxycholique ; il fallait effectuer 32 réactions différentes, dont 12 simplement pour faire passer un atome d'oxygène de la position 12 (acide désoxycholique) à la position 11 (cortisone ou hydrocortisone). Le rendement de cette synthèse chimique était très faible : on obtenait 1 kg de cortisone pour 500 kg d'acide désoxycholique.

En 1952, Peterson découvrit un Champignon, *Rhizopus nigricans*, capable de réaliser cette réaction, en transformant la progestérone en 11 α hydroxyprogestérone. Or, la progestérone est obtenue facilement et à bon marché par synthèse chimique à partir de la diosgénine, un alcaloïde végétal abondant. Cette découverte ouvrit la voie aux *bioconversions* de stéroïdes.

Ces transformations microbiennes simples et bien définies d'un type de structure chimique à un autre type voisin, appelées *bioconversions*, sont nombreuses et variées et font intervenir des micro-organismes différents suivant les réactions. En pratique, elles servent surtout à préparer des substances anti-inflammatoires ne présentant pas les inconvénients de la cortisone en ce qui concerne le pouvoir de rétention des sels. Il existe plusieurs méthodes pour réaliser ces bioconversions. On peut, par exemple, cultiver le micro-organisme dans un milieu convenable, puis recueillir les cellules microbiennes (après filtration ou centrifugation), les laver et les remettre en suspension dans une solution-tampon. On ajoute alors le stéroïde à transformer, dissous dans un solvant approprié, miscible dans l'eau (éthanol, acétone) ; la transformation s'effectue en quelques heures dans une cuve aérée et agitée, maintenue à température convenable ; on suit la transformation par des prélèvements et des analyses chromatographiques. Quand elle est terminée, on extrait le stéroïde bioconverti par un solvant non miscible dans l'eau (chloroforme). Après évaporation, on reprend par d'autres solvants pour des cristallisations successives. Le rendement se situe entre 60 et 95 %.

Épuration des eaux résiduaires

Les quantités d'eau utilisées pour entraîner tous les déchets domestiques et industriels sont énormes. Selon la source d'énergie utilisée, les micro-organismes intervenant dans l'épuration des eaux peuvent être classés en trois groupes : les *phototrophes*, les *chimiolithotrophes* et les *chimio-organotrophes*.



J. Rivière

▲ *La technique des boues activées comme procédé d'épuration biologique demande une bonne floculation ; ici, détail d'un floc.*

Méthodes servant à établir des normes de pollution

Il existe deux mesures différentes.

— *La demande biochimique en oxygène (DBO_5).* C'est la quantité d'oxygène dissous nécessaire pour assurer la dégradation par voie biologique des matières organiques présentes dans un litre d'eau à 20 °C pendant cinq jours. Pour la déterminer, on dilue l'échantillon à doser dans de l'eau saturée en oxygène, et on laisse incuber cinq jours à 20 °C, dans l'obscurité (pour éviter la prolifération des Algues). Une fois cette durée écoulée, on dose par iodométrie l'oxygène restant. On admet que la DBO_5 ne représente que les 2/3 de la demande totale en oxygène des eaux usées domestiques, car la consommation d'oxygène peut durer plusieurs mois.

— *La demande chimique en oxygène (DCO).* C'est la quantité d'oxygène consommée par les matières réductrices contenues dans l'eau. On oxyde ces substances avec un excès de bichromate de potassium en solution sulfurique et on dose l'excès par une solution de sel de Mohr.

Procédés d'épuration biologique

Ils ont pour but de limiter le rejet des matières organiques dans le milieu. Il s'agit de minéraliser une partie des matières organiques (CO_2, CH_4, NO_3^-), tandis que le reste sert à favoriser la croissance des cellules microbiennes éliminées sous forme de boues. Cette épuration est normalement réalisée dans la nature (auto-épuration), améliorée (épandage) ou artificielle.

— *Épandage.* Étant donné que le déversement des eaux usées dans les cours d'eau ne permet pas d'en épurer de grandes quantités, on a eu l'idée de les répandre directement sur le sol pour profiter de l'action des microbes et des plantes qu'il contient.

— *Lagunage.* Il s'agit d'une retenue des eaux à traiter, formant un bassin de stabilisation ou d'oxydation, dans lequel les effluents séjournent pendant une période variant de quelques jours à plusieurs semaines.

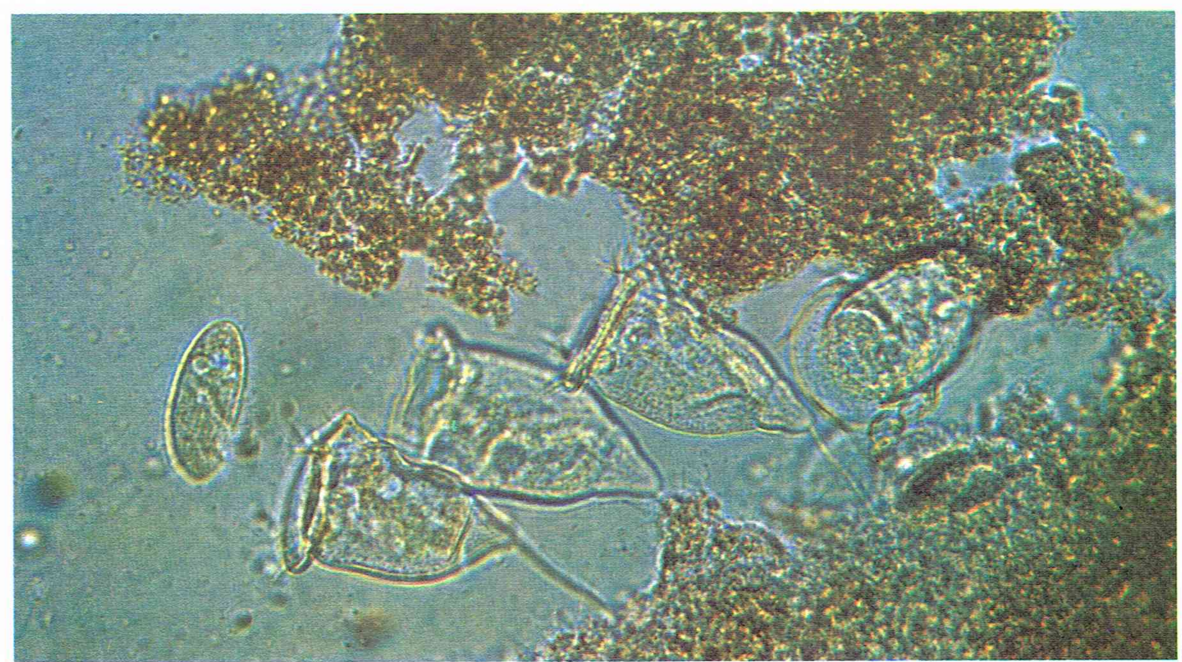
— *Boues activées.* On trouve beaucoup de Bactéries chimio-organotrophes aérobies et anaérobies facultatives (10^{10} par ml) ; une espèce particulière, *Zoogloea ramigera,* forme, en culture pure, des zooglées en doigt de gant. Il y a peu d'Algues, de Champignons ou de Bactéries de la nitrification. Par contre, les Protozoaires sont nombreux (50 000/ml) : ils représentent près de 5 % des matières en suspension ; ce sont surtout des Ciliés, dont près d'un tiers sont des Péritriches *(Vorticella) ;* ces Ciliés consomment les Bactéries libres dans le milieu et sont responsables de la limpidité des effluents ; une bonne floculation est indispensable pour obtenir un effluent clair et récupérer des boues, que l'on évacue après décantation.

— *Lits bactériens classiques.* Les micro-organismes responsables de l'épuration se fixent sur les matériaux poreux, formant des masses gluantes ou zooglées et réalisant un véritable film biologique.

— *Digesteurs anaérobies.* Ce sont des enceintes closes, habituellement cylindriques, comportant un système d'agitation et un système de chauffage ; on y traite les boues ou des effluents très concentrés (déjections animales) ; il s'y produit des fermentations complexes.

Conclusion

Il existe encore relativement peu d'applications industrielles par rapport aux énormes potentialités des micro-organismes. Mais nous ne sommes qu'au début de leur utilisation ; en effet, la demande d'un grand nombre de produits qu'ils peuvent élaborer ne s'est encore manifestée que dans des applications limitées au laboratoire (c'est le cas de la pénicillinase). On a envisagé leur emploi comme source de protéines alimentaires pour pallier une pénurie mondiale, mais ils pourraient également servir de source de matières grasses si ces dernières venaient à manquer. Certains envisagent même d'inoculer des gisements de pétrole avec des Bactéries susceptibles de se développer en diminuant la viscosité ou en augmentant la pression pour obtenir une récupération secondaire. Dans ces conditions, l'exploitation industrielle des micro-organismes a un grand avenir devant elle.



K. Ross - Jacana

▶ *Les* Vorticella *consomment les Bactéries libres dans le milieu et sont responsables de la limpidité des effluents.*